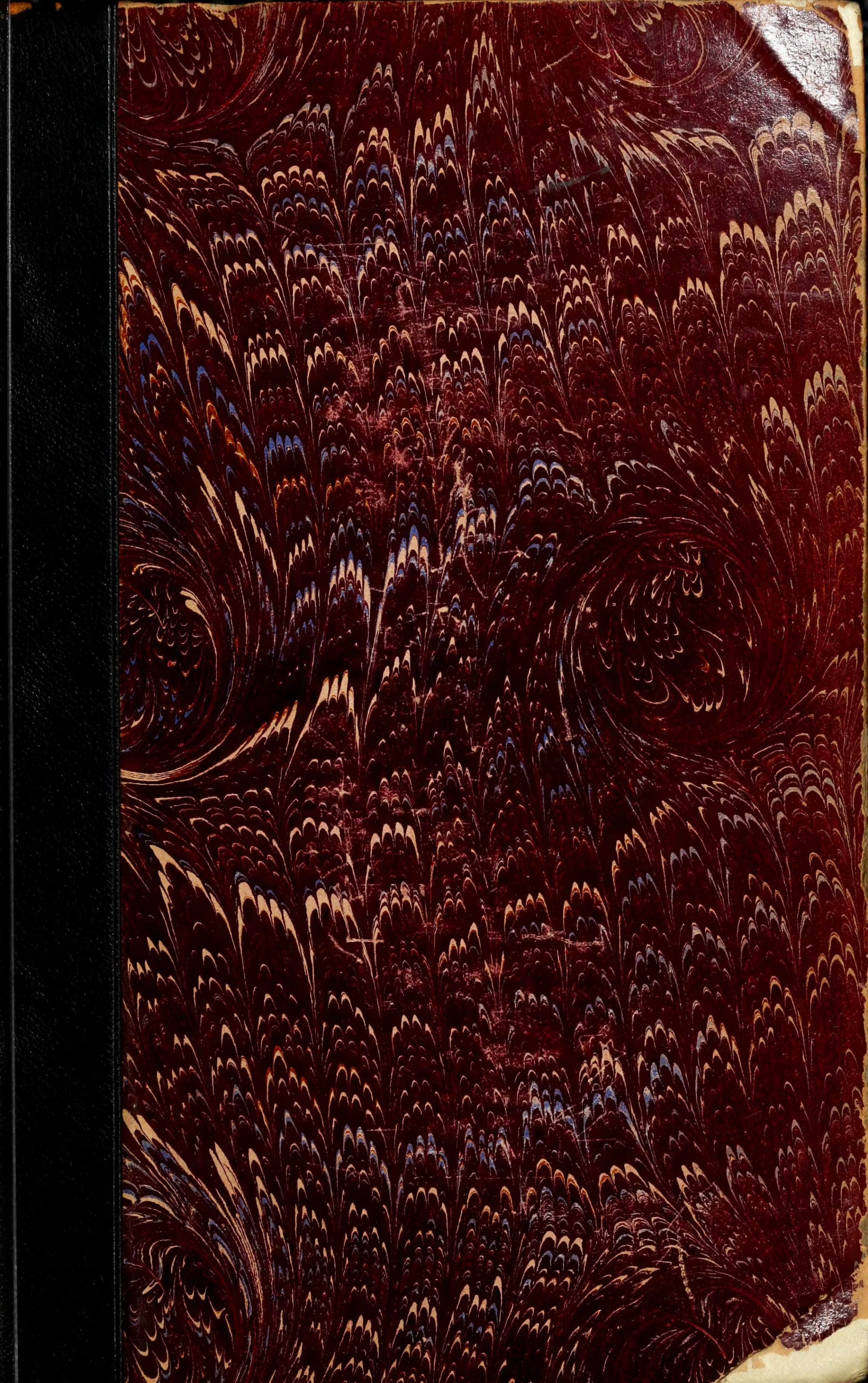
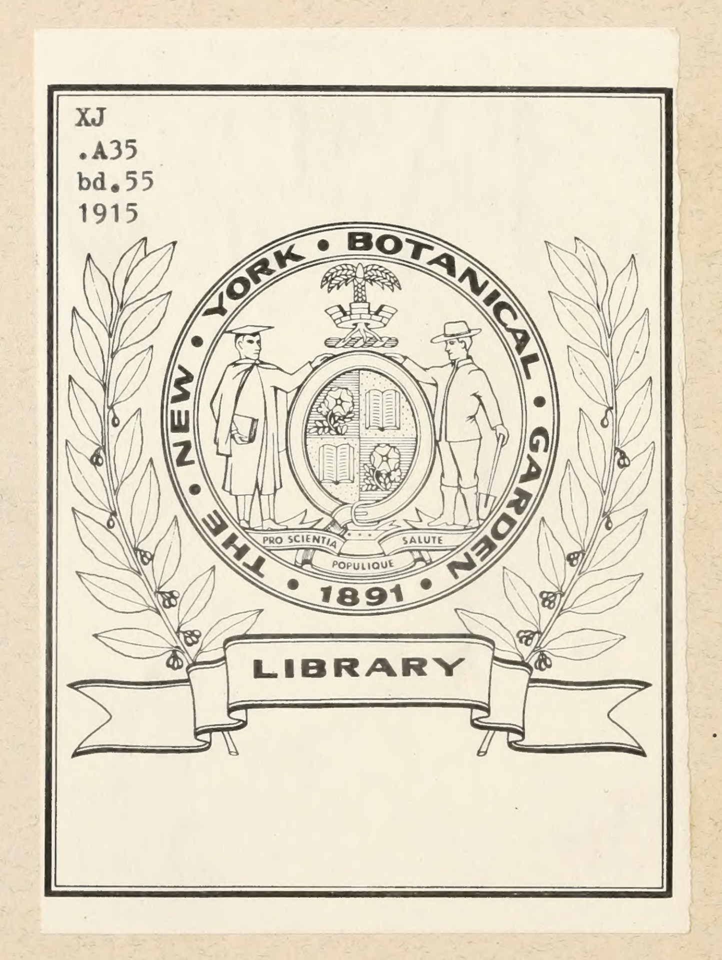



XJ
.A35
bd.55
1915
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
1891
LIBRARY

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer

Professor an der Universität Leipzig

Fünfundfünfzigster Band

Mit 4 Tafeln und 150 Textfiguren

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1915

Inhalt.

Heft 1; ausgegeben im Januar 1915.

Heft 2; ausgegeben im Mai 1915.

Heft 3; ausgegeben im Juli 1915.

Heft 4; ausgegeben im Oktober 1915.

Verzeichnis der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer

Professor an der Universität Leipzig

Fünfundfünfzigster Band. Erstes Heft.

Mit 1 lithographierten Tafel und 34 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1915

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 26. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Januar 1915.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 10 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag, falls ein solcher gewünscht wird, 3 Mk. 50 Pfg. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Über den Einfluß günstiger Temperaturen auf gefrorene Schimmelpilze.

(Zur Kenntnis der Kälteresistenz von *Aspergillus niger*.)

Von

Johannes Lindner.

Mit 10 Textabbildungen.

Einleitung.

Jede Zelle ist in ihrer Lebensdauer begrenzt. Die Ursachen für das Absterben mögen nun innere sein, wie sie im Verlaufe der Ontogenese selbstregulatorisch wirken, oder äußere, wie sie durch Einflüsse mechanischer oder chemischer Natur gegeben sind, jedenfalls tritt der Tod ein, wenn die Harmonie der Partialfunktionen des Plasmas zu weitgehend gestört wird (Pfeffer 1904, II, S. 282). In den meisten Fällen ist mit dem Absterben der Zelle eine auch mikroskopisch nachweisbare Desorganisation des protoplasmatischen Inhaltes verbunden, deren Verlauf zum Teil verfolgt werden konnte. Versuche haben ergeben, daß die Desorganisationserscheinungen in gleicher Weise eintreten, wenn die Zelle künstlich in ihrer Lebenstätigkeit beeinflußt wird, und daß das Resultat von der Dauer der Einwirkung der ungünstigen Bedingungen abhängt. Zugleich zeigen diese Beobachtungen, daß sich das Protoplasma abnormen Außenbedingungen nur in gewissen Grenzen anpassen kann.

Eingehende Untersuchungen über die Natur der Desorganisationserscheinungen der Zelle im allgemeinen stammen von Klemm (1895). Dieser Forscher unterschied folgende drei Typen der Desorganisation (1895, S. 691): Kollaps, Konfigurationsänderungen und Veränderungen im Innern des Protoplasmas. Der Kollaps des Protoplasten, das unregelmäßige Zurückweichen von der Zellwand, stets mit dem Schwinden des Turgors verbunden, ist das sicherste Zeichen des eingetretenen Todes und ist deshalb irreparabel (Klemm, 1895, S. 674). Andererseits ist der Eintritt des Kollaps ein Indizium

für eine allmähliche Wirkung und eine zunächst relativ geringere Schädlichkeit des Desorganisationsmittels, da dem Protoplasma noch für längere Zeit die Bewegungsmöglichkeit erhalten bleibt. — Anders verhält es sich bei den Konfigurationsänderungen, die durch verschiedene Agentien bewirkt werden. Es handelt sich hierbei nach Klemm um „Formumwälzungen, bei denen das Protoplasma nicht eine passive, sondern mehr aktive Rolle spielt (1895, S. 676)". „Sie sind bis zu einem gewissen Grade Erfolge des plötzlichen Wechsels". Die Beispiele von Einwirkung höherer Temperaturen lehren aber, daß hierdurch hervorgerufene Deformationen sich vielfach ausgleichen können. Der ursprüngliche Zustand wird allerdings nur dann hergestellt, wenn die schädliche Temperatur nicht zu lange einwirkt (Klemm, S. 639). Dies gilt sowohl für hohe Wärmegrade, als auch für Temperaturen unter 0°. Endlich seien noch die Veränderungen im Innern des Protoplasmas erwähnt. Klemm faßt sie in zwei Gruppen zusammen (S. 681): Granulationen (Fällungserscheinungen) und Vakuolisierung (Lösungserscheinungen).

Die Desorganisation ist demnach in erster Linie abhängig von der Schädlichkeit des Desorganisationsmittels, sowie von der Plötzlichkeit und Dauer der Einwirkung. Der Zeitfaktor hat einen Hauptanteil am Endergebnis (Klemm, S. 694). Diese letzte Tatsache ist deswegen von großer Bedeutung, weil sie uns zeigt, daß die Zelle nicht sofort den geänderten Lebensbedingungen zum Opfer fällt, sondern vielmehr die Fähigkeit besitzt, ungünstigen Einflüssen für bestimmste Zeiträume zu widerstehen. Solche Einflüsse sind ja in der Natur in mannigfacher Weise gegeben und werden von der pflanzlichen Zelle mit mehr oder weniger Erfolg ertragen. So ist dem Protoplasten u. a. ein gewisses Anpassungsvermögen an häufig eintretende Temperaturschwankungen eigen. Doch gilt dies nur für ein bestimmtes für jede Pflanze spezifisches Temperaturintervall. Um der todbringenden Wirkung tieferer Temperaturen, wie sie z. B. die periodisch eintretende Winterkälte mit sich bringt, zu widerstehen, werden deshalb vielfach von seiten der Pflanzenzelle weitgehende Veränderungen im Protoplasma vorgenommen. Solche Veränderungen in den Zellen vieler pflanzlicher Gewebe beim Nahen der kälteren Jahreszeit sind aus zahlreichen Beobachtungen bekannt. Ich erwähne hier die Arbeiten von Müller-Thurgau (1882), A. Fischer (1891) und Lidforss (1907). Lidforss z. B. stellte fest (1907, S. 12—29), daß in den ca. 130 von

ihm untersuchten Gefäßpflanzen eine Überführung der Stärke in Zucker stattfindet. Hierdurch wird die Konzentration des Zellsaftes und zugleich die osmotische Leistung erhöht (1907, S. 66 bis 68). Damit sollte der Pflanze zugleich ein Mittel gegeben sein, die Kälteresistenz zu steigern. Spätere Untersuchungen von Bartetzko (1910) und Maximow (1912) konnten diese Annahme zum Teil bestätigen. Genannte Forscher erreichten in der Tat eine Erhöhung der Kälteresistenz ihrer Versuchsobjekte, wenn sie diese verschiedenen Einflüssen aussetzten, die z. T. eine Turgorsteigerung in der Zelle zur Folge hatten. Sie wiesen aber zugleich nach, daß zwischen Erhöhung der osmotischen Leistung und der Erhöhung der Kälteresistenz kein einfaches Verhältnis besteht, sondern daß die Resistenz bedeutend rascher wächst (Bartetzko, 1910, S. 74, Maximow, 1912, S. 57).

Da in der Natur die Bildung und Ansammlung gewisser „Schutzstoffe", z. B. des Zuckers, gleichfalls die Kälteresistenz erhöhen kann, so ist es nicht zu verwundern, daß bei ungleicher Verteilung solcher die Resistenz bedingenden Stoffe sowohl der osmotische Wert, als auch die Kälteresistenz in den einzelnen Zellkomplexen eines pflanzlichen Organismus differieren kann. Hierin mag zuweilen auch der Grund dafür liegen, daß embryonales Gewebe vielfach kälteresistenter ist, als das ältere Gewebe. Apelt (1907, S. 249) machte diese Beobachtung an Kartoffeltrieben. Wir treffen hier den Fall, daß die Zellen der Gipfelteile der Triebe vor einer Schädigung durch Kälte bewahrt bleiben, während die basalen Teile der Triebe erfrieren. Ebenso konnte Irmscher (1912, S. 422) feststellen, daß bei den Laubmoosen einzelne z. T. embryonale Zellkomplexe eine größere Kälteresistenz besitzen. Aber auch bei weniger differenzierten Organismen, bei den Algen und Pilzen, ist der Kältewiderstand der einzelnen Zellen verschieden. So beobachtete Bartetzko (1910, S. 86) in den älteren Mycelien des *Aspergillus niger* Zellen, die nach dem Gefrieren noch ihr normales Aussehen hatten. Weiter teilt Schumacher (1875, S. 186) mit, daß jüngere, oft noch vakuolenfreie Hefezellen *(Saccharomyces cerevisiae)* nach dem Gefrieren leben bleiben und den Ausgangspunkt für neue Generationen bilden. Schließlich sei noch Wislouch[1]) erwähnt, der bei der Alge *Sticho-*

1) Wislouch, Über das Ausfrieren der Alge *Stichococcus bacillaris*. Referiert im Zentralbl. f. Bakteriol., II. Abt., Bd. 30, S. 309.

coccus bacillaris kälteresistente Zellen fand, die nach dem Gefrieren lebensfähig blieben.

Bei den eben angeführten Untersuchungen von Bartetzko galten das Nichteintreten der Plasmolyse und die Färbbarkeit des Protoplasten mit Anilinblau als Zeichen für den eingetretenen Tod, wenn er nicht schon durch den Kollaps des Zellinhaltes angezeigt war. Denn Kollaps ist ja nach Klemm ein untrügliches Zeichen für den mit dem Verluste des Turgors verbundenen Tod. Dieselbe Ansicht vertritt auch Schumacher (1875, S. 186), der die gleichen Beobachtungen der Desorganisation an Hefezellen machte.

Unter Berücksichtigung dieser übereinstimmenden Erfahrungen über den irreparablen Zustand der nach dem Gefrieren turgeszenzlosen Zelle mußte eine kurze Mitteilung von A. Richter (1910) befremden. Nach der Ansicht dieses Forschers ist das Nichteintreten der Plasmolyse und die Färbbarkeit des Zellinhaltes im gefrorenen *Aspergillus*-Mycel für den Kältetod der Zellen nicht das sichere Kriterium, das man bisher darin sah. Vielmehr sollen sich die Hyphen sofort nach dem Gefrieren nur in einem Schwächezustand befinden, aus dem sie durch optimale Temperatur befreit werden können. Es ginge demnach im gefrorenen Mycel die Grenze zwischen Leben und Tod verloren. Wird das Mycel, das nach dem Auftauen färbbar ist und keine Plasmolyse zeigt — also die Turgeszenz verloren hat —, auf optimale Temperatur (+ 30° C) gebracht, so lebe es wieder auf und wachse weiter. Zu dieser Folgerung wurde Richter durch die Beobachtung der Atmungsintensität des Mycels nach der Kälteperiode veranlaßt. Die Atmung stieg in mäßig langer Zeit weit über die zuvor erreichte Größe. Die naheliegende Vermutung, daß dieser Erfolg auf Rechnung eines sich neu entwickelnden Mycels zu setzen sei, wie es aus nachträglich auskeimenden Sporen oder einzelnen überlebenden Zellen herstammen könnte, weist Richter zurück, da sich die Atmung schneller steigere, als dies allein durch Zuwachs von einigen Zellen aus geschehen könne. Sollte Richters Deutung seiner Versuchsergebnisse zutreffen, so dürften wir in der Tat in dem Verluste der Plasmolysierbarkeit, d. h. in dem Verluste des Turgors, einerseits und in der Färbbarkeit des Protoplasmas andererseits nicht mehr sichere Kriterien des „Todes“ sehen; oder aber wir hätten es, „wenn die Unterbrechung der Lebensreaktion als physiologischer Tod angesehen wird“, „hier wie dort mit der Wiederbelebung eines toten organischen Substrates zu tun“ (1910, S. 624).

Richters Schlußfolgerungen, die eine gewisse Erweiterung unseres Vorstellungskreises über die Lebensvorgänge bedeuten würden, stehen nun aber im Widerspruch zu den Ergebnissen aller früheren Untersuchungen, und einige naheliegende Fehlerquellen scheinen, soweit dies aus der kurzen Mitteilung geschlossen werden kann, nicht genügend berücksichtigt worden zu sein, so daß seine Ausführungen keineswegs überzeugend wirken.

Es war meine Aufgabe, zu versuchen, die sich hier darbietenden Widersprüche aufzuklären und das Verhalten der Schimmelpilze unter den in Rede stehenden Bedingungen einer Prüfung zu unterziehen. Zu diesem Zwecke beobachtete ich bei Schimmelpilzen, besonders bei *Aspergillus niger*, doch auch bei einigen anderen Arten:

1. den Verlauf der Desorganisation in den Hyphen nach dem Gefrieren;
2. den Einfluß der Temperatur auf die Desorganisationserscheinungen;
3. den Verlauf der Atmung im *Aspergillus*-Mycel vor und nach der Kälteperiode.

I. Teil.

Die Desorganisationsvorgänge im Mycel von *Aspergillus niger* nach dem Gefrieren.

A. Methodik für die Beobachtung der Desorganisation.

Wenn die Wirkungen niedriger Temperaturen auf Pilzhyphen studiert werden sollten und besonders das Verhalten der Zellen bei nachfolgender Erwärmung, so mußte vor allem dafür gesorgt sein, daß in den Kulturen keine ungekeimten Sporen vorhanden waren. Diese sind ja sehr kälteresistent, sie würden also nach dem Gefrieren in günstigen Temperaturbedingungen keimen und das gefroren gewesene Mycel mit ihren neuen Hyphen durchwachsen. Aus dem gleichen Grunde mußte deshalb auch die Sporenbildung des Mycels verhindert werden. Dies läßt sich am besten erreichen, wenn das Mycel submers kultiviert wird oder in Luft von hohem Feuchtigkeitsgehalte. In beiden Fällen wird die Transpiration in den Hyphen aufgehoben oder wenigstens stark reduziert. Daß

diese Bedingungen zu rein vegetativem Wachstum führen, hat Klebs (1900) bei verschiedenen Pilzen nachgewiesen. Die Methode der Submerskultur, die schon aus dem angeführten Grunde als die gegebene erschien, war noch mit dem weiteren Vorteil verknüpft, daß das entstehende strahlige Mycel eine sorgfältige mikroskopische Durchmusterung bedeutend erleichterte.

Um der zuerst genannten Bedingung — der völligen Abwesenheit von ungekeimten Sporen in den Kulturen beim Beginn der Versuche — gerecht zu werden, hätte ich zu einer Isolierungsmethode für Sporen greifen können, wie sie z. B. durch Burri (Tuscheverfahren, Jena 1909) bekannt ist. Nun brauchte ich aber für jede Versuchsreihe eine große Anzahl Kulturen (30—35) von möglichst gleichem Alter, deren Herstellung nach der genannten Methode übermäßig viel Zeit und Geduld gekostet hätte. Da es zudem ja nicht darauf ankam, daß nur eine Spore der Ausgangspunkt des Mycels wurde, als vielmehr darauf, daß alle in die Kulturflüssigkeit gebrachten Sporen auch wirklich auskeimten, entschloß ich mich zu einer einfacheren Methode, bei der ich nur zu kontrollieren brauchte, daß die wenigen Sporen, die ich in die Kulturröhrchen impfte, Keimschläuche gebildet hatten. Damit war die Anwesenheit ungekeimter, aber keimfähiger Sporen nach dem Gefrieren ausgeschlossen.

In Probierröhrchen, die 3proz. Gelatinenährlösung enthielten, impfte ich Sporen von *Aspergillus niger*, verteilte sie durch Schütteln gleichmäßig und ließ sie bei + 22—25° C während 12 bis 15 Stunden keimen. Die Gelatine blieb bei dieser Temperatur dickflüssig und verhütete, daß die Sporen aneinander hafteten, wie es in wässeriger Nährlösung der Fall war. Mit einer sterilen Kapillare verteilte ich nun von dieser Sporenaufschüttelung kleine Tropfen auf sterile Deckglasstückchen und untersuchte mikroskopisch (ohne Deckglas), ob alle Sporen Keimschläuche gebildet hatten. Waren die (6—10) Sporen sämtlich ausgekeimt, so wurde der Deckglassplitter in ein Röhrchen mit 3 ccm Nährlösung[1]) ge-

1) Nährlösung (vgl. Bartetzko, 1910, S. 61):

4 g NH_4NO_3	1000 ccm destill. Wasser.
2 g KH_2PO_4	
0,2 g $MgSO_4$	
0,1 g $CaCl_2$	
1 Tropfen 5proz. $FeCl_3$-Lösung	
50 g Rohrzucker	

bracht. Während der kurzen Dauer der mikroskopischen Durchmusterung erhöhte sich durch Verdunstung die Konsistenz des kleinen Gelatinetropfens, wodurch ein Haften der Sporen an dem Deckglasstückchen erreicht und damit eine submerse Entwicklung gesichert wurde. Unter den nötigen Vorsichtsmaßregeln war eine Bakterieninfektion ausgeschaltet. Nach Verlauf einer bestimmten Zeit, während der sich bei + 32° C ein Mycel entwickelt hatte, wurden die Kulturen der Kälte ausgesetzt. Als Gefrierraum diente die gleiche Anordnung, wie sie bei Bartetzko (1910, S. 61) und A. Winkler (1913, S. 469) beschrieben ist: In einen durch Heu nach außen isolierten Kupferkessel wurden zylindrische Messinggefäße gesetzt, die dann mit Kältemischung umgeben wurden (Eis + NaCl). Die Röhrchen mit den Kulturen waren in den Messinggefäßen an einer durchlöcherten Korkplatte befestigt. Durch die Öffnung des Gefäßdeckels ragte ein Thermometer, dessen Skala sich außerhalb des Deckels befand (Skaleneinteilung + 5° bis — 30° C), fast bis auf den Boden des Gefäßes. Hatte die Temperatur — 10° C erreicht — dies geschah innerhalb 1 bis 1½ Stunde — dann wurden die Röhrchen mit Eiskristallen von steriler Nährlösung geimpft, um Unterkühlung zu vermeiden und um den gleichzeitigen Eintritt der Eisbildung in allen Kulturen zu erreichen. Die Temperatur im Gefrierraume schwankte innerhalb 24 Stunden im allgemeinen nur um 1—1,5°. In den Tabellen ist die Endtemperatur in Klammern angegeben, wenn die Temperatursteigerung größer als 1,5° war.

Nach der Gefrierperiode wurden die Kulturen durch Eintauchen der Röhrchen in lauwarmes Wasser schnell aufgetaut (innerhalb 5—10 Minuten). Bei den Färbeversuchen zur Entscheidung über den Zustand des Mycels wurde Anilinblau (1 : 1000) in Nährlösung verwendet. Bei vorsichtigem Ausgießen der aufgetauten Nährlösung mit dem Mycel und bei nötiger Vorsicht beim Übertragen in die Farblösung ließ sich eine Verletzung des Objektes vermeiden. — Zur mikroskopischen Untersuchung benutzte ich eine Wasserimmersion.

B. Beobachtung der Desorganisation im *Aspergillus*-Mycel nach Einwirkung von Kälte.

I. Verlauf der Desorganisation in submersen Mycelien bei Eisbildung.

Für die erste Versuchsreihe wurden 24 Stunden alte Mycelien von *Aspergillus niger* verwendet, die sich in der Nährlösung (S. 6, Anm.) submers entwickelt hatten und zwar bei + 32°. Diese Objekte wurden verschieden lange der Kälte ausgesetzt.

Tabelle I enthält die Beobachtungen an 24 Stunden alten Kulturen, die bei — 10 bis — 12° C gefroren waren.

Nach 3stündiger Gefrierdauer ist sofort nach dem Auftauen in den Hyphen noch keine sichtbare Desorganisation eingetreten. Nur die Spitzenzellen sind färbbar und lassen sich nicht plasmolysieren. In den älteren Zellen ist dagegen noch Plasmolyse möglich.

Eine Gefrierzeit von 6 Stunden hat schon größere Veränderungen im Protoplasma zur Folge. In vielen Zellen ist der Inhalt stark körnig, die Vakuolen sind geschwunden. Nur in ungefähr 2 % aller Zellen besitzt der Protoplast noch die normale Struktur.

Die dritte Serie von Kulturen war der tiefen Temperatur 12 Stunden ausgesetzt. Nach dem Auftauen zeigt sich, daß der Protoplast sich in den Spitzenzellen von der Wand losgelöst hat, in angrenzenden Zellen ist der Inhalt zusammengeballt. Bis auf wenige Zellen sind alle mit Anilinblau färbbar. Die ungefärbten, ca. 2 %, haben noch Vakuolen im Plasma und lassen sich mit 10—12 % KNO_3-Lösung plasmolysieren.

Auch in den Mycelien von *Aspergillus niger*, die 24 Stunden in der Kälte gehalten wurden, spielen sich die gleichen Desorganisationsvorgänge ab. Es ist verständlich, daß die Zahl der Zellen mit anscheinend unveränderter Struktur sich vermindert hatte und auch diese wenigen müssen schon eine tiefgreifende Schädigung erfahren haben, da sie sich nicht mehr plasmolysieren lassen.

Es treten also nach diesen Beobachtungen schon während der Kältewirkung Veränderungen in der Struktur des protoplasmatischen Inhaltes auf, aber nicht in allen Zellen. Die Desorganisation verläuft in den einzelnen Zellen nicht mit gleicher Schnelligkeit. Wir beobachten gleich nach dem Auftauen sowohl Zellen mit kollabiertem Plasma, als auch solche, in denen die Desorganisation be-

Tabelle I *(Aspergillus niger)*.

Alter der Kultur	Gefrier-tempe-ratur °C	Dauer des Ge-frierens	Weiter kultiviert		Ergebnis der Beobachtungen
			Tempe-ratur °C	Zeit-dauer	
24 Std.	—	—	—	—	Kontrollkultur: Plasma homogen, ältere Zellen mit großen Vakuolen.
24 Std.	— 12°	3 Std.	—	sofort unter-sucht	Zellen mit etwas körnigem Plasma, noch nicht auffallend desorganisiert. Endzellen der Hyphen sind färbbar[1]). Nur in den Basalzellen ist Plasmolyse möglich bei 12—15 % KNO_3; Basalzellen nicht färbbar.
„	„	„	+ 20°	20 Std.	5 % der Zellen mit homogenem Plasma und Vakuolen, nicht färbbar! Diese haben neue Hyphen gebildet. Alle anderen Zellen gefärbt[1]). Inhalt desorganisiert, teils körnig, teils kollabiert.
„	„	„	+ 32°	„	Desorganisation ausgeprägter, als bei vorhergehendem Versuche. Nur wenige nicht färbbare Zellen mit neugebildeten Hyphen.
24 Std.	— 11°	6 Std.	—	sofort unter-sucht	Zellen mit stark deformiertem Inhalt! Nur ca. 2 % aller Zellen enthalten kleine Vakuolen, sind nicht färbbar[1]) und lassen sich plasmolysieren.
„	„	„	+ 20°	20 Std.	Nur wenige ungefärbte Zellen, alle anderen mit kollabiertem Inhalte! Einzelne nicht färbbare Zellen haben neue Hyphen gebildet.
„	„	„	+ 32°	„	Alle Zellen desorganisiert!
24 Std.	— 11°	12 Std.	—	sofort unter-sucht	Plama der Zellen durchweg körnig, besonders in den Spitzenzellen zusammengeballt. Einige Zellen, oft 3—4 aneinander, besitzen noch Vakuolen im Plasma, Plasmolyse bei 10—12 % KNO_3.
„	„	„	+ 20°	14 Std.	Alle Zellen desorganisiert, mit Anilinblau färbbar! Keine neuen Hyphen gebildet!
„	„	„	+ 32°	„	Desorganisation in allen Zellen eingetreten. Plasma färbbar[1]). — Ausnahmefall (größere Kultur): Mycel mit geringem Zuwachs neuer Hyphen.
24 Std.	— 10,5°	24 Std.	—	sofort unter-sucht	Mycel färbbar, teils mit kollabiertem Plasma, teils noch mit gleichmäßig verteiltem Inhalte und Vakuolen, aber auch färbbar (beginnende Desorganisation!) Keine Plasmolyse möglich!!
„	„	„	+ 20°	24 Std.	Vereinzelte Zellen noch mit Vakuolen, ohne Sprossung neuer Hyphen, alle anderen sichtlich desorganisiert.
„	„	„	+ 32°	„	Desorganisation in allen Zellen eingetreten!

1) „Färbbar“ und „nicht färbbar“ bezieht sich stets auf Anilinblau.

ginnt, ferner solche, denen eine Schädigung zwar mikroskopisch nicht anzusehen ist, die aber nicht mehr plasmolysierbar sind, und endlich einzelne, die sich noch plasmolysieren lassen und deren Struktur ganz normales Aussehen besitzt. Das besagt allerdings nicht, daß sie die Kälteperiode völlig unversehrt überstanden haben; jedenfalls sind aber die erfahrenen Schädigungen weitaus geringer, als in den übrigen Zellen. Während diese abgestorben sind, zeigen jene noch wesentlich Anzeigen vorhandenen Lebens.

Welche Wirkung hat nun günstige Temperatur auf den weiteren Verlauf der Desorganisation in den einzelnen Zellen?

Nach gleicher Methode behandelte Kulturen wurden nach dem Auftauen einige Zeit bei + 20° C und z. T. bei + 32° C belassen und dann in derselben Weise auf die Desorganisation untersucht.

Wie aus Tabelle I (S. 9) hervorgeht, ist die Desorganisation nach dem Verweilen in hoher Temperatur fortgeschritten. Das Plasma ist in allen denjenigen Zellen, die bei früheren Versuchen sofort nach der Kälteperiode abgestorben waren, auch jetzt kollabiert und mit Anilinblau färbbar. Je nach der vorhergegangenen Gefrierdauer ist die Deformation auch in den übrigen Zellen mehr oder weniger beträchtlich. Außerdem tritt die Desorganisation in den Zellen der bei + 32° C weiter kultivierten Mycelien etwas schneller ein als in den bei + 20° C gehaltenen Kulturen. Dies ist ein beachtenswerter Punkt, da beim Zutreffen der Richterschen Angaben gerade das Umgekehrte der Fall sein müßte.

Von den Zellen, die unmittelbar nach dem Auftauen noch Lebensäußerungen zeigten, ist ein Teil ebenfalls abgestorben, der andere hingegen am Leben geblieben und zu neuen Hyphen ausgewachsen. Diese resistenten Zellen des Mycels sollen künftig kurz als „Dauerzellen" bezeichnet werden. Leichtere Schädigungen, die sie eventl. während der Kälteperiode erlitten, gleichen sie aus. Über ihr Verhalten wird im Abschnitt C ausführlicher berichtet werden, hier sei nur die ganz verständliche Beobachtung erwähnt, daß der Zuwachs von Neumycel bei einer Temperatur von + 32° C reichlicher ist als bei + 20° C. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Desorganisation in den Spitzenzellen weit allgemeiner ist als bei älteren Mycelteilen, auf die die Dauerzellen allein beschränkt sind.

Versuche mit älteren (48 Stunden alten) Mycelien von *Aspergillus niger* ergaben, daß mit zunehmendem Alter die Zahl der resistenten Zellen größer wird. Die Versuchsanordnung, Gefrier-

Tabelle II *(Aspergillus niger)*.

Alter der Kultur	Gefrier-temperatur °C	Dauer des Gefrierens	Weiter kultiviert: Temperatur °C	Weiter kultiviert: Zeitdauer	Ergebnis der Beobachtungen
48 Std.	—	—	—	—	Kontrollkultur: Plasma der Zellen homogen, ältere Zellen mit großen Vakuolen, Plasmolyse bei 12—15 % KNO_3.
48 Std.	— 12°	4½ Std.	—	sofort untersucht	Schädigung gering, 75 % aller Zellen besitzen noch Vakuolen und sind plasmolysierbar und nicht färbbar[1]).
"	"	"	+ 20°	20 Std.	Resistente Zellen vorhanden, ca. 10 %, einzelne haben während dieser 20 Stunden neue Hyphen gebildet.
"	"	"	+ 32°	"	Resistente Zellen mit neugebildeten Hyphen, Plasmolyse bei 15 % KNO_3. Desorganisation in den übrigen Zellen fortgeschritten.
48 Std.	— 12°	7 Std.	—	sofort untersucht	Zellen, oft 2—8 zusammenhängend, ca. 10 %, mit nicht färbbarem[1]), teils körnigem Plasma, Plasmolyse bei 15 % KNO_3. Die übrigen Zellen besitzen desorganisierten Inhalt, sind färbbar, in einzelnen oft noch kleine Vakuolen.
"	"	"	+ 20°	40 Std.	Desorganisation in den erfrorenen Zellen die gleiche, geringer Zuwachs aus einzelnen resistenten Zellen, vgl. Fig. 2, S. 23.
"	"	"	+ 32°	"	Desorganisation in den geschädigten Zellen nicht ausgeglichen, Zahl der neugebildeten Hyphenzellen mit großen Vakuolen beträchtlich!
48 Std.	— 11°	17 Std.	—	sofort untersucht	Desorganisation der Spitzenzellen deutlich, Zellen gefärbt[1]), nur ca. 5 % aller Zellen haben noch Vakuolen im Plasma, dieses körnig. Plasmolyse bei 12—15 % KNO_3.
"	"	"	+ 20°	26 Std.	Geringer Zuwachs neuer Hyphen, die Desorganisation in allen übrigen ist die gleiche.
"	"	"	+ 32°	30 Std.	Zuwachs größer als im vorhergehenden Versuche, im übrigen ist der Zustand des Mycels derselbe.
48 Std.	— 11°	24 Std.	—	sofort untersucht	Bis auf wenige Zellen sind alle färbbar, teils desorganisiert, teils noch mit Vakuolen versehen (diese im Schwinden begriffen!). Die wenigen lebend aussehenden Zellen sind plasmolysierbar.
"	"	"	+ 20°	30 Std.	Desorganisation fortgeschritten, selten lebende Zellen mit neuen Hyphen!
"	"	"	+ 32°	"	Desorganisation in allen Zellen eingetreten, bis auf zählbare Mengen überlebender, diese mit neuen seitlichen Hyphen.

1) „Färbbar" und „nicht färbbar" bezieht sich stets auf Anilinblau.

zeiten und Temperaturen sind annähernd die gleichen wie bei den vorhergehenden Versuchen. Die in Tabelle II mitgeteilten Ergebnisse können also mit den früheren verglichen werden.

Sofort nach dem Auftauen der Kulturen ist der Zustand der Zellen der gleiche, wie bei den jüngeren Mycelien: viele Zellen haben das Aussehen lebender und lassen sich auch plasmolysieren. Die Desorganisation schreitet auch bei + 20° und + 32° C in der beobachteten Weise fort. Es ist aber bemerkenswert, daß die Zahl der überlebenden Zellen relativ größer ist, als in den 24 Stunden alten Kulturen, und daß auch nach langer Gefrierdauer noch Zellen beobachtet werden können, die noch lebensfähig erscheinen. Während z. B. nach Tabelle I (S. 9) in einem 24 Stunden alten Mycel von *Aspergillus niger* nach 3stündiger Gefrierdauer die Desorganisation schließlich in 95 % aller Zellen eintritt, sind in einer 48 Stunden alten Kultur unter ähnlichen Bedingungen noch ca. 10 % turgeszente Zellen vorhanden. Selbst eine 24stündige Einwirkung niedriger Temperatur halten einige Zellen im Mycel aus, während in den jüngeren (24 Stunden alten) Kulturen schon nach 6 Stunden Gefrierdauer selten lebende Zellen zu finden sind.

Wenn wir berücksichtigen, daß in vielen Zellen die sichtbare Desorganisation erst nach dem Erwärmen eintritt, so liegt die Vermutung nahe, diesen Fortgang der Desorganisation als Effekt des plötzlichen Temperaturwechsels von — 12° C auf + 20° oder + 32° C anzusehen. Demnach wäre denkbar, daß nach dem Gefrieren ein vorübergehender Aufenthalt der Kulturen im Eisschranke (+ 4° C), also ein allmählicher Übergang zu hoher Temperatur vorteilhaft ist, so daß möglicherweise der Fortgang der Desorganisation verzögert, wenn nicht gar in einzelnen Zellen verhütet wird.

Tabelle III enthält das Ergebnis der Versuche, die auf Grund dieser Erwägung angestellt wurden. Die Desorganisation schreitet in den Zellen in gleicher Weise fort, ja die Zahl der scheinbar nicht geschädigten Zellen verringert sich sogar. Viele der Zellen, die, entsprechend früheren Erfahrungen, nach einem Aufenthalte bei + 32° C noch Vakuolen und gleichmäßig verteiltes Plasma besaßen, sind unter den jetzigen Versuchsbedingungen abgestorben. Daraus folgt also, daß in einigen Zellen, die unmittelbar nach dem Gefrieren noch deutliche Kriterien des Lebens zeigen, die Desorganisation verhindert werden kann, wenn die Mycelien sofort nach der Kältewirkung in günstige Temperaturbedingungen gebracht werden. Bereits auf S. 10 wurde darauf hingewiesen, daß auch die

Tabelle III *(Aspergillus niger)*.

Alter der Kultur	Gefrier-temperatur °C	Dauer des Gefrierens	Weiter kultiviert: Temperatur °C	Weiter kultiviert: Zeitdauer	Ergebnis der Beobachtungen
48 Std.	— 10°	2½ Std.	—	sofort untersucht	Schädigung gering. Zwischen Zellen, die färbbar[1]) sind, liegen viele ungefärbte[1]) mit großen Vakuolen. Die Spitzenzellen haben noch intaktes Aussehen, sind aber färbbar.
"	"	"	+ 4°	20 Std.	Desorganisation noch nicht deutlich! Plasma teilweise stark körnig, viele resistente Zellen vorhanden!
"	"	"	+ 4°	68 Std.	Viele Zellen mit Vakuolen vorhanden, nicht färbbar[1]), Desorganisation in manchen Zellen auffallend.
"	"	"	+ 4° hierauf + 32°	44 Std 24 Std.	Zwischen den desorganisierten Zellen liegen lebensfähige, die ein neues Mycel geliefert haben.
48 Std.	— 10°	6 Std.	—	sofort untersucht	Beginn der Desorganisation. Viele Zellen färbbar; einzelne ungefärbte Zellen mit Vakuolen im Plasma.
"	"	"	+ 4°	17 Std.	Besonders die Spitzenzellen sind desorganisiert und färbbar[1]). Einige mittlere Zellen der Hyphen haben noch Vakuolen. — In unterkühlter Kultur: Beginn der Desorganisation.
"	"	"	+ 4°	40 Std.	Alle Zellen desorganisiert, ganz selten ist eine scheinbar lebende Zelle zu beobachten.
"	"	"	+ 4° hierauf + 32°	40 Std. 24 Std.	Kulturen abgestorben, nur in einem Mycel lassen sich neue Hyphen beobachten.
48 Std.	— 10°	22 Std.	—	sofort untersucht	Deformation in vielen Zellen ausgeprägt, diese Zellen färbbar[1]).
"	"	"	+ 4°	24 Std.	Plasma in den meisten Zellen kollabiert, einige wenige Zellen mit etwas körnigem Plasma sind anscheinend lebend.
"	"	"	+ 4°	48 Std.	Alle Zellen tot, Mycel färbbar. Hierauf in + 32° C: kein Zuwachs.
"	"	"	+ 4° hierauf + 32°	24 Std. 24 Std.	Geringer Zuwachs, Ursprung der neuen Hyphen nicht sichtbar, jedenfalls nur von wenigen Zellen ausgehend.
48 Std.	— 11° (— 9°)	48 Std.	—	sofort untersucht	Die Desorganisation (Kollaps des Protoplasten) ist in allen Zellen eingetreten, Hyphen färbbar[1]).
"	"	"	+ 4°	24 Std.	Dasselbe.
"	"	"	+ 4° hierauf + 32°	24 Std. 24 Std.	Dasselbe.

1) „Färbbar" und „nicht färbbar" bezieht sich stets auf Anilinblau.

scheinbar unveränderten und plasmolysierbaren Zellen möglicherweise eine Schädigung erfahren haben, da ja geringere Schädigungen sich dem direkten Nachweise mit unseren Hilfsmitteln entziehen. Hier zeigt sich nun, daß solche Schädigungen in der Tat vorliegen müssen: unter nachfolgenden günstigen Bedingungen werden sie überwunden, unter weniger günstigen haben sie den Tod zur Folge. Man kann diese Zellen also als „geschwächt" bezeichnen, da sie nur unter günstigen Temperaturbedingungen leben bleiben. In diesem Sinne kann ich mich Richters Angaben anschließen, wonach *Aspergillus*-Zellen unter Umständen aus dem Schwächezustande durch günstige Temperatur gerettet werden können. Der Unterschied aber zwischen der Auffassung dieses Forschers und meinen Beobachtungen besteht darin, daß nach Richter der Schwächezustand in allen Zellen vorhanden ist und gehoben werden kann, während aus meinen Ergebnissen feststeht, daß nur einzelne Zellen durch hohe Temperatur günstig beeinflußt werden können und zwar nur solche, die man unmittelbar nach dem Auftauen als lebend bezeichnen muß. Dagegen lassen sich stärkere Konfigurationsänderungen, wie sie in der Mehrzahl der Zellen eingetreten sind, besonders der Kollaps unter keinen Umständen ausgleichen. Deshalb ist auch für diese Kategorien von Zellen die Bezeichnung „geschwächt" nicht am Platze. In der sichtbaren Veränderung ihrer Struktur, bedingt durch das Schwinden des Turgors, ist vielmehr mit Klemm (1895, S. 624) ein untrügliches Zeichen des eingetretenen Todes zu sehen.

II. Verlauf der Desorganisation in submersen Mycelien von *Aspergillus niger* bei Vermeidung der Eisbildung.

Bartetzko (1910, S. 64—67) kam bei seinen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß Schimmelpilze nach längerer Kältewirkung auch in unterkühlter Kulturflüssigkeit absterben.

Für die vorliegenden Untersuchungen war nun folgende Frage von Bedeutung: Lassen sich in den *Aspergillus*-Mycelien auch nach Unterkühlung die gleichen Desorganisationserscheinungen beobachten, wie nach Einwirkung von Kälte bei Eisbildung, und sind hier diese Desorganisationsvorgänge reparabel?

Um einen Vergleich mit den im vorigen Abschnitte geschilderten Ergebnissen zu ermöglichen, mußte ich annähernd die gleiche Temperatur für die Kälteperiode der Kulturen wählen. Die oben ge-

stellte Frage konnte aber deswegen nicht eingehend behandelt werden, weil es trotz aller Vorsicht (Vermeidung jeder Erschütterung usw.) nicht immer gelang, die Kulturen unterkühlt zu erhalten. Meist trat während der Temperaturerniedrigung auf — 12° bis — 14° C Eisbildung in der Nährlösung ein. So blieben z. B. bei einer Versuchsreihe von 36 Kulturen nur 5 unterkühlt. Ich muß mich deshalb darauf beschränken, einzelne typische Beobachtungen zu schildern.

48 Stunden alte *Aspergillus*-Kulturen waren während 8 Stunden bei — 13° C unterkühlt geblieben. Unmittelbar nach der Einwirkung der Kälte war das Mycel mit Anilinblau noch nicht färbbar, in manchen Zellen aber hatte das Plasma eine körnige Struktur angenommen. Die meisten Zellen besaßen noch Vakuolen und ließen sich plasmolysieren. Nur in einigen Spitzenzellen war keine Plasmolyse möglich.

Einige Kulturen wurden nach dieser Untersuchung während 15 Stunden bei + 32° C gehalten. Viele Zellen besaßen dann kollabiertes Plasma, oft waren aber nur die Vakuolen geschwunden. Einzelne lebende Zellen hatten an mehreren Stellen kräftige Hyphen ausgetrieben.

Eine andere Kultur war 24 Stunden lang bei — 11° C unterkühlt erhalten und wurde dann 48 Stunden bei + 32° C weiter kultiviert: Der Kollaps des Protoplasten trat in vielen Zellen, besonders in den Spitzenzellen ein, einige ältere Zellen waren noch lebensfähig und hatten seitlich Hyphen gebildet.

Schon diese Beobachtungen zeigen, daß in den *Aspergillus*-Zellen nach Einwirkung niedriger Temperatur bei Vermeidung der Eisbildung die gleichen Desorganisationserscheinungen Platz greifen, wie sie aus den vorhergehenden Versuchen bekannt sind. Wir beobachten sowohl eine Granulation des Protoplasmas, als auch das Zurückweichen des Protoplasmas von der Zellwand. Die Desorganisationserscheinungen treten allerdings meist erst nach dem Wiedererwärmen der Kultur ein, während sie unter der Wirkung gefrorener Nährlösung teilweise direkt nach dem Auftauen sichtbar werden. Auch nach Unterkühlung sind die eingetretenen Konfigurationsänderungen des Protoplasten nicht durch günstige Temperatur ausgleichbar.

Im Anschluß an die Beobachtungen über den Kältetod bei Unterkühlung möchte ich eine Behauptung Maximows nicht unwidersprochen lassen. Er sagt (1912, S. 504): „Man kann jetzt

für sichergestellt halten, daß die Eisbildung für den Kältetod unbedingt notwendig ist und daß die Zelle ohne Schaden die stärkste Unterkühlung ertragen kann.“ Diese Behauptung gilt höchstens unter der Voraussetzung einer kurzen Kälteperiode für bestimmte Objekte. Nur in diesem Sinne dürften auch Voigtländers Resultate zu verstehen sein. Nach seiner Tabelle VIII (1909, S. 377) sind seine Versuchsobjekte selbst nach einer Unterkühlung von 5—7° C unter den Erfrierpunkt (Eistodespunkt) lebend. Die Angaben über die Dauer der Abkühlung fehlen, aber aus der Bemerkung, daß die Objekte nur bis zur Maximalabkühlung niedriger Temperatur ausgesetzt waren, um dann wieder erwärmt zu werden, ist zu schließen, daß die Versuche ungefähr 2 Stunden währten. Der Lebenszustand der Zellen wurde von Voigtländer (S. 376) zwar gleich nach dem Auftauen kontrolliert, aber das weitere Verhalten der Zellen nicht mehr verfolgt. Nun wissen wir aus meinen Beobachtungen an *Aspergillus niger*, daß Zellen, die unmittelbar nach dem Auftauen noch deutliche Lebensreaktion geben, trotzdem so weit geschädigt sein können, daß über kurz oder lang ihr Tod erfolgt. Zu vermuten ist, daß es sich bei Voigtländer um ähnliche Erscheinungen handelte.

Einige Forscher unterscheiden in dem schnellen und langsamen Absterben nach der Abkühlung zwei Todesarten. Apelt (1909, S. 219) z. B. bezeichnet in Anlehnung an Mez diese beiden Todesursachen als „Tod durch Kälte“ und „Tod infolge Kälte“. „In letzterem Falle wäre die erreichte tiefe Temperatur nicht als eine direkte Todesursache, sondern als Ursache einer zum Tode führenden Krankheit anzusehen.“ — Voigtländer nennt nur das sofortige Absterben „typischen Kältetod“ und meint, daß dieser Tod nur bei Eisbildung möglich sei.

Die übermäßige Betonung dieses Unterschiedes hat dazu geführt, daß von einzelnen Forschern bei der theoretischen Betrachtung des Erfriertodes nur das sofortige Absterben durch Kälte diskutiert wird. Da nun Pflanzen durch subminimale Abkühlung ohne Eisbildung häufig erst nach der Kältewirkung absterben, so gehört der Tod durch Unterkühlung nach dem Sprachgebrauche dieser Forscher in das Kapitel der Krankheitserscheinungen, des „Erkältungstodes“, und wird deshalb bei theoretischen Erörterungen nicht berücksichtigt. Nur durch solches Vorgehen war es möglich, eine „Wasserentziehungs-Theorie“ des Erfrierens als einzige Lösung des Problems hinzustellen (Müller-Thurgau, 1886) und sie einseitig

zu vertreten (Maximow, 1914). Aber für die Theorie des Erfrierens ist doch auch die Tatsache wichtig, daß z. B. Pflanzen südlicher Klimate bei Temperaturen über dem Eispunkte absterben (Molisch, 1896, S. 82—85), und schließlich beweist die Empfindlichkeit der thermophilen Bakterien und Pilze gegenüber Temperaturen weit oberhalb des Nullpunktes, daß ein schnelles Absterben, also ein typischer Kältetod im Sinne Voigtländers, auch ohne Eisbildung möglich ist (Noack, 1912).

Wenn einzelne Autoren auf die „direkte“ Todesursache durch Eisbildung soviel Wert legen, so scheint mir darin eine Verkennung der wesentlichen und unwesentlichen Faktoren zu liegen. Zweifellos ist in der Eisbildung beim Kältetode der Pflanzen ein beschleunigendes oder auch in bestimmten Fällen das entscheidende Moment zu sehen. Jedoch kann die Tötung — wie beim Unterkühlungstode — bewirkt werden durch die infolge der niederen Temperatur hervorgerufenen Störungen im Ablauf der vitalen Prozesse. An dieser Auffassung wird auch nichts durch die Möglichkeit geändert, daß unter Umständen bei bestimmten Objekten eine Kältewirkung allein noch nicht zur vollständigen Sistierung der Lebensprozesse führt und daß erst die Eisbildung die Schädigung über die Grenze der Reversibilität hinaus steigert.

Aus den Erörterungen in den vorhergehenden Absätzen ergibt sich nun eine Regel für die praktische Durchführung von Versuchen über die Kälteresistenz. Um nicht zu falscher Vorstellung von der Widerstandsfähigkeit einer Pflanze gegen Kälte zu gelangen, ist es notwendig, auch in einem gewissen Zeitraume nach der Kälteperiode nochmals zu untersuchen, ob die Zellen leben oder nicht.

III. Beobachtung der Desorganisation in Lufthyphen von *Aspergillus niger*.

Bei den bisher ausgeführten Versuchen handelte es sich stets um ein untergetaucht kultiviertes *Aspergillus*-Mycel. Da nun die Lufthyphen in teilweise anderen Bedingungen leben als die untergetaucht wachsenden Zellen, so war festzustellen, ob die Lufthyphen eventl. einen anderen Resistenzgrad besitzen. Auch der Verlauf der Desorganisation mußte verfolgt werden.

Das Mycel von *Aspergillus niger* wurde auf erstarrter Gelatine kultiviert, welche die genannten Nährstoffe in gleichen Mengen

(vgl. S. 6 Anm.) enthielt, wie die Nährlösung. Die Gelatine-Nährböden befanden sich auf Objektträgern in sterilen Petrischalen. Auf jedem Objektträger wurde ein großer Tropfen 7 proz. Nährgelatine breitgegossen und auf diese Gelatineschicht ein kleiner Tropfen 3 proz. Nährgelatine mit ausgekeimten Sporen gebracht. Die Mycelien entwickelten sich nun in den Petrischalen unter feuchter Glocke bei + 32° C und bildeten während ca. 20 Stunden feine Lufthyphen und ein Strahlenmycel in der Gelatine. Schon nach diesen 20 Stunden zeigten sich an einigen Mycelien Anfänge der Konidienbildung, die Kulturen mußten also spätestens in diesem Stadium der Kältewirkung ausgesetzt werden. Die Petrischalen mit den Kulturen kamen in den Gefriergefäßen in eine Temperatur von ca. — 13° C.

Nach dem Gefrieren und Wiedererwärmen beobachtete ich die Kulturen mikroskopisch ohne Deckglas (Objektiv V Seibert), da die für eine genaue Beobachtung notwendige gleichmäßige Benetzung dieses sammetartigen Mycels nicht gut möglich war. Wenn auch diese Methode Nachteile hat, so ließen sich doch Zusammenballungen des Inhaltes der Lufthyphen, wie sie auch zur Kontrolle bei Kulturen unter Deckglas beobachtet wurden, deutlich wahrnehmen. Zugleich war es möglich, die Lufthyphen von den Submerszellen in der Gelatine bequem zu unterscheiden und den Übergang von letzteren zu Lufthyphen zu verfolgen. Auf plasmolytische Untersuchung und Versuche über die Färbbarkeit der Hyphen mit Anilinblau mußte ich hier verzichten.

Tabelle IV gibt eine Zusammenstellung der Beobachtungen. Es wurden verschiedene Gefrierzeiten angewendet und die Kulturen teils bei + 25° C, teils bei + 32° C weiter kultiviert. In den Kontrollkulturen war das Plasma in allen Hyphen homogen, in den älteren Basalzellen vakuolig.

Die Desorganisationserscheinungen nehmen nach dem Gefrieren in den untergetaucht wachsenden Zellen den früher geschilderten Verlauf, und auch in den Lufthyphen treten die gleichen Veränderungen des Protoplasten auf. Die Lufthyphen sind aber widerstandsfähiger gegen Kälte, denn erst längere Gefrierzeiten bewirken die gleichen Veränderungen im Protoplasten, die wir in den von Gelatine umgebenen Hyphen beobachten. Z. B. hat eine Gefrierdauer von 4½ Stunden keinen sichtbaren Einfluß auf den Zustand des Protoplasmas in den Lufthyphen, auch nach 7½ stündiger Kältewirkung tritt die Desorganisation erst nach dem Verweilen in günstiger

Tabelle IV (*Aspergillus niger*, Lufthyphen).

Alter der Kultur	Gefrier-temperatur °C	Dauer des Gefrierens	Weiter kultiviert		Ergebnis der Beobachtungen
			Temperatur °C	Zeitdauer	
20 Std.	— 11°	4½ Std.	—	sofort untersucht	Plasma in Lufthyphen homogen, wie in der Kontrollkultur. In den Submerszellen ist teilweise die Desorganisation eingetreten.
„	„	„	+ 25°	18 Std.	Lufthyphen ohne sichtbare Schädigung. In den Submerszellen ist die Desorganisation fortgeschritten, einzelne Zellen sind lebend und bilden neue Hyphen. Sporenbildung setzt ein.
„	„	„	+ 32°	18 Std.	Dasselbe.
20 Std.	— 13°	7½ Std.	—	sofort untersucht	In den Submerszellen ist die Desorganisation bis auf wenige lebensfähige in allen eingetreten. Die Lufthyphen sind scheinbar noch nicht geschädigt.
„	„	„	+ 25°	15 Std.	Die Dauerzellen des Submersmycels gehen zur Bildung von Lufthyphen über, die Konidien abschnüren. In den anderen Lufthyphen tritt in den Basalzellen die Desorganisation ein.
„	„	„	+ 32°	15 Std.	Lufthyphen teilweise noch lebensfähig. Gleichfalls Bildung langer Lufthyphen aus Dauerzellen. Konidien noch weiß!
20 Std.	— 13° (— 11°)	24 Std.	—	sofort untersucht	Submerszellen desorganisiert, auch in unterkühlten Kulturen, Lufthyphen mit basalen desorganisierten Zellen.
„	„	„	+ 25°	20 Std.	Lufthyphen und Submerszellen mit kollabiertem Plasma, auch die Spitzenzellen der Lufthyphen sind tot. Keine Sporenbildung.
„	„	„	+ 32°	„	Dasselbe.

Temperatur ein und zwar zuerst in den Basalzellen. Eine totale Desorganisation des Zellinhaltes der Lufthyphen und das Absterben der Hyphenzellen läßt sich oft erst nach einer Gefrierdauer von 24 Stunden feststellen.

Worauf die größere Resistenz der Lufthyphen gegenüber den untergetaucht wachsenden *Aspergillus*-Zellen beruht, läßt sich nicht sicher feststellen. Die früheren Beobachtungen über den verschieden schnellen Verlauf der Desorganisationsvorgänge in gefrorenen und unterkühlten Kulturen zeigen, daß eine umgebende gefrorene Flüssigkeit durch die wasserentziehende Wirkung der Eisbildung die Desorganisation und das Absterben beschleunigt. Das Moment der Wasserentziehung braucht aber bei den Lufthyphen nicht zu fehlen. Es ist bekannt, daß sich an Pflanzenteilen (Stengeln, Blättern usw.), die sich in Luft befinden, an der Oberfläche durch Ausfrieren des Imbibitionswassers, Eis bilden kann. Auch bei den *Aspergillus*-Lufthyphen können sich analoge Vorgänge abspielen. Ob nun bei der Eisbildung auf der Oberfläche der Lufthyphen der Wasserverlust der Zellen geringer ist, als bei den submersen Hyphenzellen, und ob dadurch eine geringere Schädigung der Lufthyphen bedingt ist, muß unentschieden bleiben. Zugunsten dieser Vermutung spräche allerdings die Beobachtung, daß die Basalzellen der Lufthyphen zuerst desorganisieren, da sie meist der Wirkung der gefrorenen Nährflüssigkeit, also vielleicht stärkerer Wasserentziehung ausgesetzt sind.

In den aufgetauten Kulturen tritt nach dem Verweilen bei hoher Temperatur Sporenbildung ein, und zwar gehen meist die Lufthyphen, die das Gefrieren überstanden haben, zur Sporenbildung über. Außerdem bilden auch überlebende Submerszellen Lufthyphen und Konidien. Das sofortige Übergehen der überlebenden Lufthyphen zur Sporenbildung läßt auch noch eine zweite Erklärungsmöglichkeit für ihre Resistenz offen. An jenen Stellen sind allem Anscheine nach schon vor dem Gefrieren[1]) die zur Sporenbildung benötigten Materialien angehäuft, unter denen sich sehr wohl Schutzstoffe im Sinne der Ausführungen auf S. 3 befinden könnten. Auch diese Deutung würde mit der größeren Resistenz der Spitzenzellen im schönsten Einklang stehen.

---

1) Man vergleiche hierzu die Tatsache, daß 20 Stunden alte Mycelien bereits die ersten morphologischen Andeutungen der Fruktifikation zeigen (vgl. S. 18).

Verfolgen wir nun noch einmal die Desorganisationsvorgänge des Protoplasten in den *Aspergillus*-Zellen. Als augenfälligste Eigenschaft des Protoplasmas nach dem Gefrieren ist die körnige Struktur zu nennen. Auch in unterkühlten Objekten nimmt das Protoplasma den gleichen Zustand an. Also dürfte die Granulation eine Folge der Temperaturerniedrigung sein.

Weitere sichtbare Desorganisationsvorgänge spielen sich meist erst in gewissen Zeiträumen nach dem Gefrieren in den aufgetauten Mycelien ab. So schwinden allmählich die Vakuolen, und gleichzeitig läßt sich eine Färbbarkeit des Zellinhaltes mit Anilinblau feststellen. Die Temperaturerniedrigung bewirkt also Schädigungen in der Zelle, als deren hauptsächlichste Folge eine Änderung, meist sogar eine Vernichtung der Semipermeabilität des Plasmas eintritt. Hierdurch ist eine Diffusion des Zellsaftes nach außen möglich und als weitere Folge dieser Vorgänge tritt der Kollaps des Protoplasten ein. Diese sind nun keine spezifischen und unmittelbaren Wirkungen der Kälte, sondern, wie Klemm schon bemerkt (1895, S. 644), „Ausdrücke der allgemeinen Schädigung", die „in erheblichem Maße nur bei Temperaturen stattfinden", „die nach längerer Zeit das Absterben veranlassen". Zu beachten ist, daß solche Veränderungen in der Zelle nicht reparabel sind.

Beispiele dafür, daß Konfigurationsänderungen des Protoplasten nach der Kältewirkung sich ausgleichen, sind durch Versuche von Kühne (1864, S. 100) bekannt: In *Tradescantia*-Haaren war das Plasma nach einer plötzlichen Abkühlung auf — 14° C in kugelige Tropfen zerfallen. Beim Wiedererwärmen nach 5 Minuten trat die normale Konfiguration wieder ein. Klemm (1895, S. 642) hat die Versuche wiederholt. Er fand, daß bei plötzlicher Abkühlung tatsächlich die von Kühne geschilderten Formumwälzungen eintreten, daß aber schon eine 15 Minuten lange Abkühlung tödlich auf die Versuchsobjekte wirkt. Diese Veränderungen sind also nur innerhalb kurzer Zeiträume reversibel. Auch konnte Klemm nachweisen, daß nur plötzlicher Temperaturwechsel die charakteristischen Veränderungen des Zellinhaltes bewirkt. Diese Veränderungen kann man also spezifische und unmittelbare Wirkungen der Temperaturerniedrigung nennen.

In den *Aspergillus*-Zellen, die sich als resistent erwiesen, wurden zwar auffallende Veränderungen im Innern des Protoplasmas nicht beobachtet; es ist aber mit Sicherheit anzunehmen, daß auch diese Zellen durch die Kälte in irgend einer Weise ungünstig be-

einflußt werden, daß aber die zugefügte Schädigung in geeigneten Temperaturen behoben werden kann (vgl. S. 14). Worin diese Schädigung besteht, muß unentschieden bleiben.

C. Das Verhalten der resistenten *Aspergillus*-Zellen.

I. Die Temperaturbedingungen für die Lebensfähigkeit der resistenten Zellen.

Wie die in den Tabellen kurz skizzierten Beobachtungen zeigen, erschienen immer einige Zellen im *Aspergillus*-Mycel resistenter, als z. B. die Endzellen der Hyphen. In jenen trat nach dem Gefrieren keine sichtbare Desorganisation ein, sie erwiesen sich durchaus als lebend. Fig. 1 zeigt eine solche Zelle (×) unmittelbar nach dem Auftauen, nachdem das Mycel 8 Stunden der Kälte ausgesetzt war. Es lassen sich deutlich große Vakuolen erkennen; die Zelle blieb bei Behandlung des Mycels mit Anilinblau-Lösung ungefärbt, der Protoplast lag der Wand vollkommen an. Bei Zusatz von 10 % KNO_3-Lösung trat Plasmolyse ein.

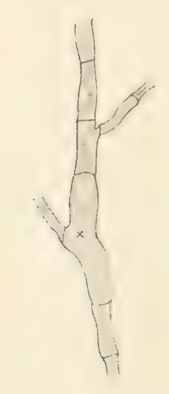


Fig. 1. *Aspergillus*-Mycel, 8 Stunden gefroren, „Dauerzelle" (×) sofort nach dem Auftauen.

Der Einfluß günstiger Temperatur auf die überlebenden Zellen wurde gleichzeitig mit den Desorganisationsvorgängen an denselben Kulturen studiert. Die Tabellen I u. II (S. 9 u. 11) enthalten auch die Zusammenstellung der einschlägigen Beobachtungen. Das Gesamtergebnis war, wie bei der Diskussion dieser Tabellen bereits kurz angedeutet wurde: Wird das Mycel nach dem Gefrieren bei + 20° C oder + 32° C weiter kultiviert, so bilden sich nach 5—8 Stunden an den eben beschriebenen resistenten Zellen seitliche Hyphen, die sich schnell zu einem kräftigen Mycel entwickeln.

Bei den kleinen Mycelien der 24 Stunden alten *Aspergillus*-Kulturen werden sofort nach dem Auftauen stets noch lebende Zellen beobachtet. Jedoch hat das Mycel nach 12 Stunden Gefrierdauer eine solche Schädigung erfahren, daß die Lebensfähigkeit selbst beim Weiterkultivieren in optimaler Temperatur erloschen ist. Meist besitzen nur die Kulturen, die 3 Stunden und 6 Stunden gefroren waren, noch Zellen, die in günstigen Temperaturen ein

neues Mycel liefern können. Schon aus dieser Beobachtung geht hervor, daß nicht alle Zellen, die unmittelbar nach dem Gefrieren das Aussehen lebender haben, ja teilweise sogar noch plasmolysierbar sind, in günstiger Temperatur weiter wachsen. Deutlicher tritt diese Tatsache hervor bei den Beobachtungen an 48 Stunden alten Mycelien. Hier treten nach dem Gefrieren lebende Zellen oft in Verbänden von 3—6 auf; bei späteren Beobachtungen zeigt sich aber, daß die neuen Hyphen ihren Ursprung aus einer, höchstens zwei benachbarten „Dauerzellen" nehmen, während in den angrenzenden Zellen der Inhalt kollabiert ist (Fig. 2 ××).

Wir haben früher festgestellt, daß allgemein die Resistenz des Mycels mit dem Alter wächst, also die Zahl der nach dem Gefrieren lebenden Zellen zunimmt. Aber auch die Resistenz dieser Dauerzellen selbst ist größer; denn wie Tabelle II (S. 11) lehrt, halten manche Zellen in den 48 Stunden-Kulturen die Temperatur von — 12° C 24 Stunden und länger aus. (Sogar nach 48 Stunden Gefrierdauer konnte ich in einigen wenigen Mycelien noch Zellen bemerken, die wachstumsfähig waren.)

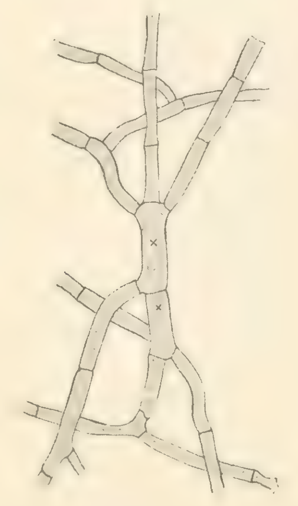


Fig. 2.
Aspergillus-Mycel, 24 Stunden gefroren, 2 „Dauerzellen" (××) nach 24 Stunden bei + 32° C.

Was nun die Temperaturbedingungen betrifft, die den resistenten Zellen geboten werden müssen, um ihre Lebensfähigkeit zu erhalten, so wurde festgestellt, daß außer optimaler Temperatur (+ 32° C) auch eine Temperatur von + 20° C fördernd auf die Lebenstätigkeit dieser Zellen wirken kann. Doch liegt diese Temperatur nahe dem Temperaturminimum, bei dem in den resistenten Zellen nach längerem Verweilen gleichfalls die Desorganisation eintritt. Richter (1910, S. 621) vermutet dieses Temperaturminimum nach den Resultaten seiner Atmungsbeobachtungen an *Aspergillus*-Mycelien bei + 18° C; ich habe die gleiche Beobachtung gemacht.

Dieses Weiterwachsen der Dauerzellen nach dem Einbringen in günstige Temperatur fand in gleicher Weise in unterkühlt gehaltenen Submersmycelien und in den Mycelien mit Lufthyphen statt. Ich deutete schon früher an, daß unter den Submerszellen

in der Gelatine einige ihre Wachstumsfähigkeit auch nach dem Gefrieren bewahren. Diese bildeten neue Hyphen, die dann in Lufthyphen übergingen und Konidien abschnürten.

Aus diesen Ergebnissen ist zu ersehen, daß das Weiterwachsen der *Aspergillus*-Mycelien nach dem Gefrieren nur von bestimmten lebensfähigen Zellen ausgeht.

Hier sei noch auf einen prinzipiellen Unterschied in einer Beobachtung Richters und der meinigen aufmerksam gemacht. Nach Richter ist in allen gefrorenen Hyphenzellen die Plasmolyse unmittelbar nach dem Auftauen nicht möglich, die Zellen seien also turgeszenzlos geworden. Mit der Wiederaufnahme des Wachstums müßte dann der Wiedereintritt der Turgeszenz verbunden sein.

Möglicherweise sind die einzelnen Zellen, die sich nach meinen Beobachtungen sofort nach dem Auftauen plasmolysieren lassen, bei Richters allerdings nicht bekannter Versuchsmethode der Beobachtung entgangen. Bei meinen eingangs geschilderten Versuchen ließ sich aber der Eintritt der Plasmolyse sofort nach dem Auftauen in einzelnen Zellen zweifellos feststellen, und ich möchte in Verbindung mit Klemms Ergebnissen annehmen, daß nur diese Zellen fähig sind weiter zu leben. Nun sterben aber auch von diesen Zellen noch einige in günstiger Temperatur ab (vgl. S. 10). Somit läßt sich sagen: Das Nichteintreten der Plasmolyse in gefroren gewesenen Zellen ist ein sicheres Zeichen des eingetretenen Todes; dagegen läßt sich über die Zellen, die sich plasmolysieren lassen, unmittelbar nach dem Auftauen noch nicht sicher urteilen, ob sie weiterleben werden oder nicht.

Es sind also nach dem Gefrieren folgende drei Arten von Zellen im Mycel von *Aspergillus niger* vorhanden: 1. solche, die unverkennbar abgestorben sind, 2. solche, die sich noch plasmolysieren lassen, bei denen aber die Schädigung im Innern des Plasmas soweit gegangen ist, daß selbst günstige Temperatur sie nicht retten kann und 3. Dauerzellen, ebenfalls plasmolysierbar, die mit Hilfe günstiger Temperatur die innere Schädigung überwinden und dann weiter wachsen (vgl. S. 14).

II. Die Lebensdauer der resistenten *Aspergillus*-Zellen in ungünstigen Temperaturbedingungen.

Die vorhergehenden Erörterungen haben uns gezeigt, wie notwendig günstige Temperaturverhältnisse für die Wiederaufnahme

der Lebenstätigkeit in den Dauerzellen sind. Es fragt sich nun, ob diese Zellen bei mäßiger Temperatur (+ 4° C) in ihrem Schwächezustande längere Zeit verharren können, bevor günstige Temperatur sie zur Bildung neuer Hyphen veranlaßt, und wann sie absterben.

Aus Tabelle III (S. 13) ist zu ersehen, daß langsamer Übergang von der Gefriertemperatur zu + 20° C und + 32° C keinen hemmenden Einfluß auf den Fortgang der Desorganisation hat; zugleich wurde bemerkt, daß die Zahl der überlebenden Zellen abnimmt. Diese Daten geben auch einigen Aufschluß über die Lebensdauer der resistenten Zellen. Sie hängt natürlich von dem Maße der Schädigung ab, welche die Zellen durch die Temperaturerniedrigung erfahren haben, d. h. von der Dauer der Abkühlung. So wachsen (Tabelle III, S. 13) nach 2½stündigem Gefrieren diese resistenten Zellen selbst nach 68stündigem Aufenthalte bei + 4° C beim Erwärmen auf + 32° C wieder aus; nach 6 Stunden Kältewirkung muß die höhere Temperatur mindestens nach 35—40 Stunden einsetzen, da sonst die Desorganisation des Zellinhaltes eintritt, und bei 24stündigem Abkühlen sind die Dauerzellen nach weiteren 24 Stunden Aufenthalt im Eisschranke (+ 4° C) kaum noch lebensfähig.

Diese hier bestehende Beziehung zwischen Lebensfähigkeit und Temperaturbedingungen bestätigt die Richtigkeit der Annahme, daß auch die „Dauerzellen“ eine Schwächung erfahren haben und mit Hilfe günstiger Temperatur zur normalen Funktion des Protoplasten zurückgeführt werden (Pfeffer, II, S. 284). Der Eingriff einer günstigen Temperatur kann auch nach gewissen Zeiträumen noch belebend wirken.

III. Einfluß von wiederholtem Gefrieren auf die resistenten Zellen.

Die häufigen Temperaturschwankungen in der Natur können es mit sich bringen, daß Pflanzen in kurzen Zeiträumen wiederholt Temperaturen unter 0° ausgesetzt werden, und es ist denkbar, daß kurz aufeinander folgende Abkühlungen mit dazwischen liegender Erwärmung größere Schädigungen verursachen, als wenn eine einmalige Abkühlung von entsprechend längerer Dauer erfolgt.

Größeres Interesse widmete zuerst Göppert (1830, S. 62) dieser Frage. Seine Versuche ergaben, daß die Pflanzen bei wiederholtem Gefrieren und Auftauen im allgemeinen schon bei Kälte-

graden oberhalb ihres normalen Erfrierpunktes absterben. Apelt (1907, S. 258) und Irmscher (1912, S. 432) bestätigten durch weitere Versuche diese Beobachtung. Neuere Untersuchungen, die diese Frage betreffen, stammen von Albert Winkler (1913, S. 495), welcher untersuchte, wie oft die Bäume wiederholtes Gefrieren und Auftauen aushalten. Er wandte zu diesen Versuchen eine Temperatur an, die durchschnittlich 8° höher lag, als der Erfrierpunkt. Die Bäume ertrugen selten eine 6malige Abkühlung auf — 13° C, während sie einer einzigen Kältewirkung von — 20° C standhielten. Somit ist auch für unsere Laubbäume und Immergrünen, die durchschnittlich etwas widerstandsfähiger sind, der schädigende Einfluß wiederholten Gefrierens und Auftauens nachgewiesen. Aber schon Pfeffer (II, S. 300) macht auf die Tatsache aufmerksam, daß im Hochgebirge an sonnigen Abhängen viele Pflanzen fast täglich gefrieren und schnell auftauen und diese Temperaturschwankungen schadlos ertragen. Das läßt auf ein sehr großes Anpassungsvermögen dieser Typen schließen. — In Anbetracht der hohen Kälteresistenz der Dauerzellen im *Aspergillus*-Mycel war zu untersuchen, ob diese Zellen wiederholtes Gefrieren ertragen.

Bekanntlich ist das Protoplasma lebender Zellen durch Anilinblau nicht färbbar. Wenn also die Kulturen nach dem ersten Gefrieren mit Anilinblau behandelt wurden, dann mußten die Dauerzellen ungefärbt bleiben und für das zweite Gefrieren als lebende Zellen kenntlich sein.

Nachdem die Kulturen (48 Stunden alte) 4½ Stunde bei — 11° C teils gefroren, teils unterkühlt waren, wurden sie ca. 17 Stunden bei + 23° C gehalten. Es mußte dann nach früheren Erfahrungen in allen geschädigten Zellen die Desorganisation eingetreten sein, während die lebenden Dauerzellen in dieser Zeit nur teilweise neue Hyphen bilden konnten. Diese Vermutungen erwiesen sich in einigen Vorversuchen als richtig. — Nach dieser Wärmeperiode wurden also die Mycelien vorsichtig mit Anilinblau gefärbt, — die Dauerzellen blieben ungefärbt — und hierauf in neuer Nährlösung wieder der Kälte ausgesetzt und zwar nur eine Stunde (— 11° C). Nach der ersten Kältewirkung waren einige Kulturen unterkühlt geblieben, und bei einigen von diesen trat auch bei der zweiten Abkühlung keine Eisbildung ein. Es wurden bei diesem Versuche also einige Kulturen zweimal unterkühlt, andere das erste Mal unterkühlt, das zweite Mal zum Gefrieren gebracht und schließlich einige Kulturen zweimal der Eisbildung ausgesetzt.

Tabelle V (*Aspergillus niger*, zweimal gefroren).

Alter der Kultur	Gefriertemperatur °C	Dauer des Gefrierens	Weiter kultiviert: Temperatur °C	Weiter kultiviert: Zeitdauer	Ergebnis der Beobachtungen
					Gefrorene Kultur:
30 Std.	— 11°	4½ Std.	—	sofort untersucht	Protoplasma körnig, färbbar[1]), ca. 10 % nicht färbbare Zellen mit Vakuolen, diese Zellen lassen sich plasmolysieren.
					Unterkühlte Kultur:
"	"	"	—	"	Plasma körnig, Vakuolen in allen Zellen vorhanden, Zellen nicht färbbar mit Anilinblau.
					Gefrorene Kultur:
"	"	"	+ 25°	17 Std.	Desorganisation fast in allen Zellen eingetreten, die überlebenden Dauerzellen sind deutlich sichtbar, teilweise mit kurzen, neuen Hyphen.
					Unterkühlte Kultur:
"	"	"	"	"	Dauerzellen oft 3—8 miteinander verbunden. Teilweise Bildung kurzer Hyphen. In den übrigen Zellen ist Desorganisation eingetreten.
					Unterkühlt gewesen, wieder unterkühlt:
30 Std.	— 11°	4½ Std.	+ 25°	17 Std.	Bildung neuer Hyphen aus Dauerzellen; diese ertragen also zweimaliges Unterkühlen!
	gefärbt[1]) und wieder gefroren:				
	— 11°	1 Std.	+ 25°	28 Std.	
					Unterkühlt gewesen, dann gefroren:
"	"	"	+ 25°	28 Std.	Einzelne wenige Dauerzellen mit kurzen, neuen Hyphen sind durch das zweite Abkühlen getötet. Bildung neuer Hyphen aus anderen Dauerzellen!
					Zweimal gefroren:
"	"	"	+ 25°	28 Std.	Alle Zellen desorganisiert, färbbar[1]), kein Zuwachs.

1) Vgl. Anmerkung Tab. I, II und III.

Die Dauerzellen ertrugen sowohl zweimaliges Unterkühlen, als auch Unterkühlung mit nachfolgendem kurzen Gefrieren, denn nach Verlauf von 15—20 Stunden bei + 25° C nach dem zweiten Abkühlen hatten die ungefärbten Dauerzellen neue Hyphen gebildet. Nach zweimaliger Abkühlung mit Eisbildung waren dagegen alle Zellen der Kulturen abgestorben. Tabelle V (S. 27) gibt nähere Einzelheiten an.

Trotz ihrer Widerstandsfähigkeit gegen zweimaliges Unterkühlen werden also die Dauerzellen durch wiederholtes Gefrieren meist getötet. Auch hier ist die Schädigung durch das Gefrieren größer als durch Temperaturerniedrigung bei Unterkühlung.

IV. Die Bedingungen für die Bildung der resistenten Zellen.

Das Hauptergebnis der bisherigen Untersuchungen ist die Tatsache, daß einzelne Zellen des *Aspergillus*-Mycels auffallende Kälteresistenz besitzen. Interessant ist hierbei, daß den älteren Zellen die größere Widerstandsfähigkeit zukommt. Es ist dies eine Abweichung von der Erfahrung, daß vielfach das Plasma embryonaler Zellen durch die Kälte weniger beeinflußt wird. Wir haben schon eingangs Beispiele hierfür kennen gelernt.

Ist es nun möglich, für unsere Dauerzellen die Faktoren zu präzisieren, die eine erhöhte Resistenz bedingen?

Nach den Untersuchungen Maximows und Bartetzkos ist eine Steigerung der Kälteresistenz durch Erhöhung der osmotischen Leistung in der Zelle möglich und aus früher erwähnten Beobachtungen, u. a. von Lidforss, geht hervor, daß auch in der Natur in den Pflanzen, die der Winterkälte ausgesetzt sind, oft Stoffwandlungen eintreten, die gleichfalls eine Turgorsteigerung bedingen. Der Stoffwechselprozeß wird in diesen Fällen durch die tiefe Temperatur so beeinflußt, daß die Bildung von „Schutzstoffen" erfolgt. Ein weiteres Beispiel für den geänderten Stoffwechsel bietet uns das Verhalten kaltlagernder Kartoffeln. Bei 0° bis + 6° C geht die Stärke teilweise in Zucker über (Müller-Thurgau, 1882, S. 751). Auch Schaffnit vermutet nach seinen Untersuchungen, daß bei der Abkühlung der Stoffwechsel und damit zugleich der Zustand des Protoplasten eine Änderung erfährt. Er sagt (1910, S. 143): „Bei Temperaturen nahe dem Nullpunkte erfolgen in der pflanzlichen Zelle chemische Stoffumlagerungen, die einen Übergang labiler Verbindungen in stabilere Form repräsen-

tieren und lediglich ökologische Bedeutung haben." Dieselbe Ansicht spricht Loew aus (1885, S. 515). Hierin liegt in den Hauptzügen die Erklärung für das Anpassungsvermögen der Pflanzen an die Kälte. Experimente von Göppert (1830, S. 63), Apelt (1909, S. 226) und Rein (1908, S. 21) haben bewiesen, daß eine Gewöhnung der Pflanzen an niedrige Temperaturen möglich ist, daß also der Erfrierpunkt von den vorausgegangenen Temperaturbedingungen abhängt. Auch Haberlandt (1877, S. 48) machte die Beobachtung, daß Pflanzen, die längere Zeit in einem Warmhause gestanden hatten, leichter erfroren als solche, die etwa bei + 8° C kultiviert worden waren. Es handelt sich also bei der Anpassung an tiefe Temperaturen um eine Erfrierpunktserniedrigung. Irmscher (1912, S. 436, Tab. 20) beobachtete an verschiedenen Laubmoosen, daß der Erfrierpunkt nach 5tägigem Verweilen der Objekte bei + 5° C sich durchschnittlich um — 5° verschiebt. Gleiches fand A. Winkler auch für unsere einheimischen Bäume. Knospen von *Fagus silvatica* und *Quercus pedunculata*, die bei — 22° C (im Winter) erfrieren (1913, S. 480, Tab. VII), halten eine Temperatur von — 25° und — 30° C aus, wenn sie innerhalb 13 Tagen langsam auf — 30° bis — 32° C bei Eisbildung abgekühlt werden. Dasselbe gilt für *Corylus*, *Fraxinus*, *Populus* u. a., auch für Immergrüne (1913, S. 488, Tab. XIV).

Aus der Gesamtheit der bisher angeführten Ergebnisse steht die Akkommodationsfähigkeit des Protoplasmas an niedere Temperaturen außer Zweifel.

Wenn wir die aus diesen Beobachtungen gewonnenen Erfahrungen auf unser Objekt übertragen, so würde das bedeuten, daß die Zahl der Dauerzellen sich vergrößert, wenn das Protoplasma vor dem Gefrieren eine stabilere Form annehmen kann.

Versuche, die einen Beweis für diese Annahme bringen könnten, habe ich nicht ausgeführt. Aus den vielen positiven Ergebnissen, die an den verschiedensten Objekten erhalten wurden, glaube ich schließen zu können, daß empirische Untersuchungen an Schimmelpilzen zu dem gleichen Ergebnisse führen würden, so daß also die der Kältewirkung vorausgehenden Temperaturbedingungen einen wichtigen Faktor für die Bildung der Dauerzellen darstellen dürften.

Die vorhandene ungleiche Resistenz der einzelnen Zellen desselben *Aspergillus*-Mycels offenbart sich in unseren Versuchsreihen, auch ohne daß eine Beeinflussung durch die Temperatur

in obigem Sinne stattgefunden hat. Hier sind also andere Faktoren wirksam.

Nun ist ja, wie anfangs betont wurde, mit der Erhöhung der osmotischen Leistung der Zelle eine größere Kälteresistenz verknüpft. Diese Tatsache konnte auch ich an einer Versuchsreihe beobachten, bei der ich *Aspergillus* auf 25proz. Rohrzucker-Nährlösung kultivierte. Das Mycel entwickelte sich erst in 3 Tagen zu gleicher Größe, wie sie die Mycelien der anderen Versuche besaßen.

Nach 24stündiger Kältewirkung von — 14° C und nach 48-stündiger von — 11° (— 8°) C war zwar die Zahl der lebenden Zellen auf ungefähr 5 % herabgesetzt, aber alle Kulturen blieben lebensfähig.

In 2 Tage alten *Aspergillus*-Kulturen, die in 5proz. Zucker-Nährlösung gewachsen waren, waren dagegen höchst selten nach 48stündiger Gefrierdauer noch lebende Zellen zu finden (vgl. S. 23).

Mit Rücksicht auf die ungleiche Resistenz der einzelnen Zellen desselben Mycels liegt hiernach die Vermutung nahe, diese Differenz in der Widerstandsfähigkeit gegen Kälte auf eine verschiedene Verteilung der osmotischen Leistung in den Zellen zurückzuführen, wobei den Dauerzellen der höchste Turgor zukommen müßte. Ich stellte deshalb plasmolytische Versuche an, konnte aber die Vermutung nicht bestätigt finden. Nach Pantanelli (1904, S. 320) (vgl. auch Bartetzko, 1910, S. 87) kommt den Spitzenzellen der höchste Turgor zu, eine Tatsache, die ich selbst beobachten konnte. Nach den früheren Beobachtungen von Bartetzko und auch nach meinen Versuchsergebnissen sind aber die Spitzenzellen gerade die ersten, die durch die Kälte geschädigt werden. Allerdings ist zu bedenken, daß bei Zugabe der isotonischen Salpeterlösung nicht allein die osmotische Leistung bestimmt wird, sondern der Turgor, der eine Summe aus Turgordehnung, Quellungskraft, Zentraldruck und osmotischer Leistung darstellt. Pantanelli hat diese Frage speziell für Pilzhyphen erörtert. Er nimmt an (1904, S. 313, 319), daß in älteren Zellen eine Überführung gequollener Substanz, wie sie in dem embryonalen Plasma der Spitzenzellen vorhanden sein soll, in gelöste stattfindet, und daß dadurch in den älteren Zellen speziell der osmotische Druck zunehmen kann, wenn auch der Gesamtturgor sich verringert. Es ist aber sehr zweifelhaft, ob eine so geringe Differenz in der osmotischen Leistung die oft beträchtliche Kälteresistenz der einzelnen Zellen bedingen kann, selbst wenn zwischen Erhöhung der osmotischen

Leistung und Erhöhung der Kälteresistenz kein einfaches Verhältnis besteht.

Wie alle diese Erörterungen zeigen, sind wir bei der Festlegung der Faktoren für die größere Resistenz der älteren Hyphenzellen nur auf Vermutungen angewiesen, und die Frage muß zurzeit noch offen bleiben. Sie kann erst beantwortet werden, wenn der Kältetod in seinen Einzelheiten erklärt ist, d. h. wenn es möglich wird, tiefer in den Mechanismus und Chemismus des Protoplasten einzudringen.

D. Versuche mit *Penicillium glaucum*, *Phycomyces nitens* und *Rhizopus nigricans*.

Bartetzko (1910, S. 75) stellte für *Penicillium glaucum* die gleiche Kälteresistenz fest, wie für *Aspergillus niger*. Für *Phycomyces nitens* dagegen liegt nach den Angaben dieses Forschers der Erfrierpunkt bedeutend näher dem Nullpunkte. In 20proz. Taubenzucker-Lösung waren nach 2stündigem Gefrieren bei — 5° C alle Objekte abgestorben (Bartetzko, 1910, S. 77, Tab. X).

Das Temperaturoptimum für *Penicillium* liegt ungefähr bei + 25° C. Bei dieser Temperatur kultivierte ich diesen Pilz als Submersmycel nach der für *Aspergillus* beschriebenen Methode. Die Tabelle VI, S. 32 zeigt, daß *Penicillium* in seinem Verhalten bei Temperaturerniedrigung und nachfolgender Erwärmung ganz dem *Aspergillus niger* gleicht. Selbst nach 22stündiger Einwirkung von — 10,5° C waren noch lebende Zellen vorhanden (vgl. Fig. 3). Auch bei diesem Pilze beschränkt sich also die größere Widerstandsfähigkeit gegen Kälte auf einzelne Zellen.

Fig. 3.
Penicillium-Mycel, 22 Stunden bei — 10° C unterkühlt. ×: „Dauerzelle", die nach 24 Stunden bei + 25° C an fünf Stellen ausgewachsen ist.

Wenn wir im vorhergehenden Abschnitte dazu gelangt sind, dem Plasma der Dauerzellen einen besonderen (stabileren) Zustand zuzuschreiben, so ist einleuchtend, daß bei *Phycomyces*, in dessen Hyphen Querwände nicht vorhanden sind, der Resistenzgrad des Protoplasmas überall

der gleiche sein wird, zumal da durch die lebhafte Protoplasmaströmung eine konstante Mischung des Inhaltes erfolgt.

Tatsächlich tritt bei *Phycomyces nitens* schon durch kurz andauernde Kältewirkung die Desorganisation gleichzeitig in allen Teilen des Mycels auf. Sie äußert sich ebenfalls in einer Granulation und dem nachfolgenden Kollaps des Protoplasten. Die hierbei angewandte Temperatur von — 10° C lag allerdings bedeutend unter dem von Bartetzko (1910, S. 77) für *Phycomyces* gefundenen Erfrierpunkte. Ich benutzte sie aber deshalb, weil ich einen Vergleich zum Verhalten des *Aspergillus*-Mycels anstellen wollte, und weil die für *Aspergillus niger* angewandte Temperatur von — 12° bis — 14° C auch bedeutend unter dem Erfrierpunkte der Mehrzahl aller Zellen lag.

Tabelle VI *(Penicillium glaucum)*.

Alter der Kultur	Gefrier-temperatur °C	Dauer des Gefrierens	Weiter kultiviert: Temperatur °C	Weiter kultiviert: Zeitdauer	Ergebnis der Beobachtungen
					Kontrollkultur:
48 Std.	—	—	—	—	Wie *Aspergillus*-Kultur: homogenes Plasma mit Vakuolen!
"	— 10,5°	4½ Std.	+ 4° hierauf + 25°	15 Std. 24 Std.	Desorganisation weitgehend, Zellinhalt mit Anilinblau färbbar[1]), wenig lebende Zellen mit neu gebildeten Hyphen.
"	"	"	+ 25°	15 Std.	Desorganisation geringer als im vorhergehenden Versuche, Zuwachs aus Dauerzellen bedeutend.
					Unterkühlte Kultur:
48 Std.	— 10,5°	22 Std.	—	sofort untersucht	Zellen mit körnigem Plasma und mit Vakuolen. Plasmolyse möglich.
					Unterkühlte Kultur:
"	"	"	+ 25°	24 Std.	Zellen mit desorganisiertem Inhalte, färbbar[1]) mit Anilinblau. Einzelne Dauerzellen mit Zuwachs an vielen Stellen (vgl. Fig. 3, S. 31). Plasmolyse bei 15 % KNO_3.
					Gefrorene Kulturen:
"	"	"	+ 25°	24 Std.	Mycel fast in allen Teilen desorganisiert; Zuwachs neuer Hyphen nur gering.

1) Vgl. Anmerkung Tab. I, II und III.

Auch in den Mycelien von *Rhizopus nigricans* waren nach kurzer Kältewirkung alle Teile der Hyphen abgestorben. Ein Weiterleben einzelner bestimmter Mycelteile wurde nie beobachtet.

Auch diese Versuche zeigen, daß in keinem Falle eine gute Wachstumstemperatur die Wiederaufnahme der normalen Tätigkeit in den Hyphen mit kollabiertem Inhalte hervorruft. Wir treffen somit bei *Phycomyces* und *Rhizopus* das gleiche Verhalten, wie wir es für die Mehrzahl der Zellen des *Aspergillus*-Mycels kennen lernten. Dies ist ein weiterer Beweis, daß die durch inframinimale Temperatur bewirkten Konfigurationsänderungen des Protoplasten, die mit dem Verluste des Turgors in der Zelle eintreten, und auch der Kollaps des Zellinhaltes nie ausgleichbar sind, daß also mit dem Schwinden des Turgors der Tod eintritt.

II. Teil.

Der Atmungsvorgang im Mycel von *Aspergillus niger* nach dem Gefrieren.

Wenn im Mycel des *Aspergillus niger* nach dem Gefrieren resistente Zellen vorhanden sind und diese unter günstigen Temperaturbedingungen neue Hyphen bilden, so muß dieser Umstand notwendigerweise zur Folge haben, daß mit der gesteigerten Produktion der Pilzmasse auch eine Steigerung der Atmungsgröße eintritt. Wie Kunstmann (1895) feststellte, nimmt aber die Atmungsintensität auch in den Entwicklungsstadien des Pilzes zu, d. h. auch die von einem Gewichtsteile Decke in der Zeiteinheit produzierte Kohlensäuremenge wird immer größer. Sie nimmt auch noch zu, wenn die Atmungskurve für die gesamte Decke infolge der abgeschlossenen Pilzmasseproduktion sinkt. Ergibt sich also, bei der Atmungsbeobachtung an einer Pilzdecke eine Steigung der Kurve, so stellt dieses Wachsen der Atmungsintensität die Summe dar aus der Steigerung der Atmung infolge der inneren Umgestaltung und Bildung von Stoffwechselprodukten einerseits und der Bildung neuer Hyphen andererseits.

Nach Richter ist nun auch im gefroren gewesenen *Aspergillus*-Mycel eine Steigerung der Atmungsintensität vorhanden, wenn das Mycel bei $+30^0$ C weiter kultiviert wird. Sie beruht nach der

Ansicht dieses Forschers zum größten Teile auf der Wiederaufnahme der Stoffwechselprozesse in der Pilzdecke. Die sich neu bildenden Hyphen hätten hiernach anfangs nur geringen Anteil an der gesteigerten Kohlensäureabgabe. Richter wurde zu diesem Schlusse geführt durch die Beobachtung der schnellen Zunahme der Atmungsgröße. Eine solche Steigerung der Atmung könne nicht allein durch neu gebildete Hyphen bewirkt werden; denn auskeimende Sporen oder überlebende Zellen könnten in so kurzer Zeit nicht die erforderlichen Mengen Mycel bilden.

Die Beobachtung des Desorganisationsverlaufes in den gefrorenen *Aspergillus*-Zellen hat uns schon von dem irreparablen Zustande der turgeszenzlosen desorganisierten Zellen überzeugt, so daß von vornherein eine Wiederaufnahme der Atmungstätigkeit in diesen Zellen ausgeschlossen erscheint, und in der Tat zeigte eine Anzahl von mir durchgeführter Versuche, daß Richters Folgerung keineswegs zwingend ist und der beobachtete Verlauf der Atmungskurve auf andere Weise zustande kommt.

A. Methodik.

Um die Änderung der Atmungsintensität in Pilzmycelien nach der Kälteperiode bei optimaler Temperatur verfolgen zu können, mußte ich eine größere Pilzmasse beobachten, als bei den Versuchen im I. Teile, da die absoluten Mengen der von jenen kleinen submersen Mycelien umgesetzten Gase im Verhältnis zum Gasraume der Kulturgefäße zu gering waren, um eine genaue Bestimmung zu erlauben. Ich erzog deshalb eine Myceldecke von *Aspergillus niger* in einem Erlenmeyer-Kolben auf 50 ccm Nährlösung. Eine solche Pilzmasse atmete sehr energisch. Ich konnte die Atmung gut verfolgen, indem ich in gewissen Zeiträumen den Kohlensäure- und Sauerstoffgehalt der Luft in dem Kulturgefäße bestimmte. Da es sich um die Beobachtung des Wechsels der Atmungsintensität an je einer Kultur handelte, so genügte die Bestimmung relativer Gasmengen, d. h. es war nur nötig, den jeweiligen Prozentgehalt der Luft an Kohlensäure und Sauerstoff zu wissen. Aus den gefundenen Daten für die stündliche CO_2-Produktion und den Sauerstoffverbrauch wurden die im folgenden dargestellten Kurven konstruiert.

Die Luftanalysen wurden in dem Apparate von Bonnier und Mangin ausgeführt. Nach einiger Einarbeitung in die Methode des Analysenganges ist es möglich, den Prozentgehalt der zu unter-

suchenden Luft innerhalb 20—25 Minuten genau zu bestimmen (Fehlergrenze 0,5 %). Es erübrigt sich, auf eine Beschreibung des Apparates einzugehen, ich verweise hier auf Bonnier und Mangin (1884, S. 294), Schmidt (1902, S. 10) und Thoday (1913, S. 567). Bezüglich der Meinungsverschiedenheiten darüber, wo in dem Apparate die Absorption der Gase durch Kalilauge und alkalisch. Pyrogallol vor sich gehen soll, möchte ich bemerken, daß mir die Absorption in der kugeligen Erweiterung der Kapillare als am sichersten erscheint. Schmidt (1902, S. 11) hat mit den von ihm angewendeten Lösungen zur Absorption genaue Resultate erzielt, ich habe deshalb Absorptionsflüssigkeiten von gleicher Konzentration verwendet (15 % Kalilauge, 10 % Pyrogallussäure) und konnte gleichfalls Bestimmungen ausführen, die in bezug auf Genauigkeit befriedigten.

Bei der Bestimmung der zu analysierenden Luftmenge muß stets Sorge getragen werden, daß an beiden Enden der Luftsäule eine kleine Menge Wasser zwischen Quecksilber und Luft eingeschaltet ist, so daß stets der Meniskus Luft—Wasser und später Luft—Kalilauge, Luft—Pyrogallol abgelesen wird. Schmidt hatte die Erfahrung gemacht, daß Wasser mit Vorteil durch eine 2proz. Kochsalzlösung zu ersetzen sei, da mit dieser Lösung Unterbrechungen der Quecksilbersäule durch adhärierende Feuchtigkeit besser vermieden werden. Ich habe diese Salzlösung mit gleichem Erfolge als Absperrflüssigkeit verwendet. Die Kapillare des Apparates war durch zwei Glasplatten ober- und unterhalb vor der Erwärmung durch die Atemluft und durch die Hand geschützt. Auf der oberen Glasplatte wurde eine Visierröhre bewegt, die in einem großen Korkstopfen senkrecht zur Glasplatte fixiert war und dazu diente, den Ablesewinkel des Auges über der Skala konstant zu halten (Schmidt, 1902, S. 10). Der Gang der Analyse ist folgender: Der Apparat wird mit etwas NaCl-Lösung ausgewaschen, eine keine Luftmenge (ca. 500—550 Teilstriche der Skala) eingesogen und solange durch die Kapillare bewegt, bis die Länge der Luftsäule nach mehreren Ablesungen konstant ist. (Es ist hierbei nötig, die Luftmenge sehr langsam durch die Kapillare zu bewegen und jede Unterbrechung des Quecksilberfadens zu vermeiden.) Die Ablesung erfolgt auf 0,5 Teilstrich genau. Zur Absorption der Kohlensäure wird etwas 15proz. Kalilauge (etwa 40 Teilstriche) in den Apparat gebracht, und dann wird das Volumen der kohlensäurefreien Luft genau abgelesen. Nun wird

noch eine kleine Menge (ca. 20 Skalenteile) 10proz. Pyrogallussäure-Lösung in den Apparat gesogen, und es erfolgt jetzt die Absorption des Sauerstoffes. Aus der Längenänderung der Gassäule wird die Menge der Kohlensäure und des noch vorhandenen Sauerstoffes in Prozenten berechnet. Der Prozentgehalt des noch vorhandenen Sauerstoffes wird vom Sauerstoffgehalte der Luft abgezogen, woraus sich der O_2-Verbrauch des Pilzes ergibt. Bestimmungen des Sauerstoffgehaltes der Laboratoriumsluft ergaben nur geringe Schwankungen innerhalb der Fehlergrenze von dem bekannten Werte 20,84 % (Bunsen, Gasometrische Methoden, 1877, S. 94). Dieser Wert wurde deshalb den Bestimmungen zugrunde gelegt. Nach Beendigung der Analyse wird der Apparat mit 10proz. Salzsäure, Wasser und Kochsalzlösung gereinigt.

Ich will im folgenden Kapitel davon absehen, die vielen Zahlen der einzelnen Ablesungen wiederzugeben und führe an dieser Stelle deshalb ein Beispiel der Berechnung an.

Atmungstätigkeit innerhalb 2 Stunden:

Länge der Luftsäule	528,5
„ „ „ nach der Absorption von CO_2 . . .	455,0
	73,5,

das sind also für den eben genannten Zeitraum 13,91 %, so daß also die stündliche Kohlensäureproduktion 6,95 % beträgt.

Länge der Luftsäule vor der O_2-Bestimmung	455,0
„ „ „ nach der Absorption von O_2 . . .	429,5
	25,5 = 4,83 %.

Diese 25,5 Teilstriche entsprechen der Sauerstoffmenge in 528,5 Skalenteilen Luft, also restieren 4,83 % Sauerstoff. Mithin hat die Pilzdecke 20,84 − 4,83 = 16,00 % in 2 Stunden, also stündlich 8,00 % Sauerstoff konsumiert.

Korrektionen, wie Berücksichtigung des Kohlensäuregehaltes der atmosphärischen Luft, Berücksichtigung des Luftdruckes, der Temperatur konnten bei der Bestimmung dieser relativen Gasmengen, die nur als Vergleichswerte dienen sollten, wegfallen.

Aus solchen Daten sind die später angeführten Kurven aufgestellt. Dabei stellt die punktierte Linie die Sauerstoffkurve dar. Längs der Abszisse sind für die Kurvenpunkte die zugehörigen

Werte für die Prozentgehalte der Gase angegeben. Außerdem finden sich längs der Abszisse noch die Stundenzahlen für die Durchlüftungsdauer und Atmungsperiode. Z. B. 14 + 2 heißt: Die Kultur wurde nach der letzten Luftanalyse 14 Stunden durchlüftet und dann der Luftraum auf 2 Stunden abgeschlossen. Auf der Ordinate sind die Prozentwerte der Analysenresultate aufgetragen.

Als Kulturgefäße für die Pilzdecken verwendete ich Erlenmeyer-Kolben aus Jenaer Glas von ca. 200 ccm Rauminhalt. In jedes Gefäß wurden genau 50 ccm Nährlösung gefüllt. Der Kolben wurde mit einem doppelt durchbohrten Gummistopfen verschlossen, durch den zwei rechtwinklig gebogene Kapillarröhren führten (vgl. Fig. 5 *K*, S. 38). Nach angestellten Messungen war nach Einfügen des Stopfens mit den Glasröhren ein Luftraum von 170 ccm vorhanden. Die rechtwinklig gebogenen Glasröhren im Stopfen dienten zur Durchleitung eines konstanten Luftstromes durch die Kultur. Mit Quetschhähnen wurden die Kulturgefäße nur für bestimmte Zeit abgeschlossen. — Ich verteilte nun in jedes Gefäß eine Platinöse voll *Aspergillus*-Sporen gleichmäßig über die Oberfläche und ersetzte dann den Watteverschluß durch den Gummistopfen. Es war wesentlich, für einen konstanten Strom feuchter Luft zu sorgen, da unter dieser Bedingung die Sporenbildung gehemmt wird.

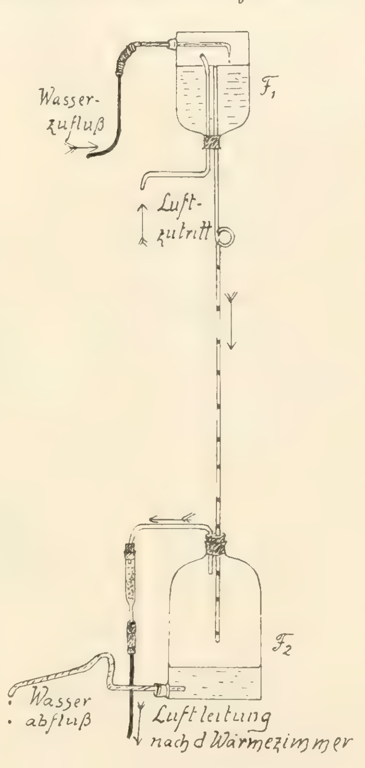


Fig. 4. Durchlüftungsapparat.

Dabei atmete das Mycel nach 40 Stunden so intensiv, daß nur für 1—2 Stunden der Kulturraum abgeschlossen werden durfte, um nicht zu weitgehenden Sauerstoffverbrauch oder intramolekulare Atmung zu bewirken. Die Kulturen wurden also immer 10—16 Stunden durchlüftet, dann auf 1—2 Stunden abgeschlossen und nun die Luftproben entnommen.

Bevor ich dazu übergehe, von dem Apparate für die Entnahme der Luftproben zu sprechen, will ich an der Hand der Fig. 4 einiges

über den Durchlüftungsapparat sagen. Dieser ist nach dem Prinzip eines Tropfaspirators gebaut. Dabei wird die Luft durch die Kulturgefäße gepreßt. Um aber Luft von hohem Feuchtigkeitsgehalte über die Pilzdecke zu leiten, sind sowohl das eigentliche Tropfgefäß F_1, als auch das Reservoir zur Aufnahme des Ablaufwassers F_2 genügend groß gewählt, um für das Wasser eine große Verdunstungsfläche zu erzielen. Durch die Ausflußregulation am unteren Gefäße F_2 fließt das Wasser in dem Maße ab, wie es durch die Tropfröhre zufließt. Die Pilzkulturen befanden sich im Kellergeschoß des Institutes im Wärmezimmer bei der konstanten Temperatur von $+32^0$ C. Vom Durchlüftungsapparate führte am Wasserleitungsrohr entlang durch den Fußboden nach dem Wärmezimmer

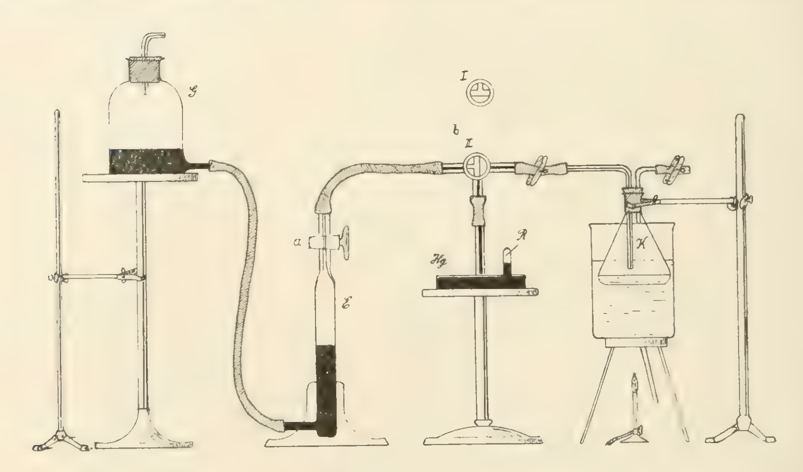


Fig. 5. Apparat zur Entnahme von Luftproben aus den Kulturgefäßen.

ein dünnes Bleirohr, an das die Kulturen angeschlossen wurden. Der Luftstrom war regelmäßig und ziemlich stark, denn die Länge der Tropfröhre betrug 120 cm.

Zur Entnahme der Luftproben aus den Kulturgefäßen konstruierte ich mir eine Apparatur, die im Prinzip der von Bonnier (1884, Bd. XVII, Taf. XVII) angewendeten gleicht. Es genügt deshalb, auf obenstehende Fig. 5 hinzuweisen. Zur Erläuterung sei nur gesagt, daß durch Senken des Quecksilberbehälters *G* und bei Stellung *I* des Zwei-Wege-Hahnes *b* die Luft aus dem Kulturgefäße *K* in das Eudiometer *E* gezogen werden kann. Wird dann das Eudiometer bei *a* verschlossen, das Quecksilbergefäß *G* hochgestellt und der Hahn *b* in die Stellung *II* gebracht, dann kann

die Luft in ein mit Quecksilber gefülltes Probierröhrchen *R* (Länge 6 cm, Durchmesser 13 mm) gedrückt werden. Die Röhrchen mit den Luftproben wurden in einer Schale über Quecksilber aufbewahrt (vgl. Figur bei Thoday, 1913, S. 571). Schließlich sei noch erwähnt, daß die Kulturgefäße während der Entnahme der Luftproben in Wasser von + 32° C standen, um sie vor Abkühlung zu schützen und das Gleichgewicht zwischen der in Luft und der in Nährlösung gelösten Kohlensäure nicht zu verschieben.

B. Verlauf der Atmung im *Aspergillus*-Mycel nach Einwirkung von Kälte.

Schon bei der Schilderung der Methode wurde der Unterschied erwähnt, der in der Form des Mycels für die Desorganisationsbeobachtungen und des Mycels für die Atmungsbeobachtungen besteht. Während bei früheren Versuchsreihen stets ein strahliges Submersmycel verwendet wurde, handelt es sich jetzt um eine Decke dicht verwachsener Hyphen, die nur auf der Unterseite von der Nährlösung benetzt wird, also auch beim Gefrieren nur mit einer Fläche direkt der Wirkung des Eises ausgesetzt ist. Die Kulturbedingungen sind also relativ günstiger. Eine genaue mikroskopische Untersuchung der zum Atmungsversuch bestimmten Pilzdecke in ihrer ganzen Ausdehnung ist nicht möglich, wohl aber geht mit Sicherheit aus den mikroskopischen Beobachtungen der Randzellen der Decke hervor, daß im Mycel überlebende Zellen vorhanden sind. Der Prozentgehalt dieser Dauerzellen konnte aber nicht bestimmt werden.

Wenn wir bei der Diskussion der folgenden Beobachtungen auf die Ergebnisse der Untersuchungen im I. Teile zurückgreifen wollen, müssen wir den Unterschied in der Form des Mycels berücksichtigen.

Sehen wir nun, wie die Atmung nach der Kältewirkung verläuft, und welche Faktoren für eine Steigerung der Atmungsintensität in Betracht kommen.

Bei der Erledigung dieser Aufgabe war es natürlich geboten, erst eine Kurve für den Normalverlauf der Atmung aufzustellen. Kurve I (Fig. 6, S. 40) zeigt den Verlauf der Atmung innerhalb 100 Stunden[1]). Ungefähr nach 70 Stunden ist das Maximum der

1) Die punktierte Linie verbindet die Daten des stündlichen Sauerstoffverbrauches die zweite Kurve stellt die CO_2-Produktion dar. Die angeführten Stundenzahlen bedeuten Durchlüftungsdauer + Periode des abgeschlossenen Luftraumes (vgl. S. 37).

Intensität erreicht. Von nun an findet nur geringe Neubildung der Hyphen statt, der Pilz geht vom vegetativen Wachstum zur Sporenbildung über. Die Atmungsgröße sinkt. Interessant ist der Verlauf der Kohlensäure- und Sauerstoffkurve selbst. Während anfangs eine gewisse Parallelität zwischen den beiden Kurven gewahrt bleibt, steigt in der Gegend des Maximums die Sauerstoffkurve plötzlich schneller. Der größere Sauerstoffverbrauch läßt vermuten, daß neben dem gebotenen Zucker jetzt noch andere Stoffe zur Oxydation gelangen. Sicherlich ist bei dem regen Stoffwechsel der

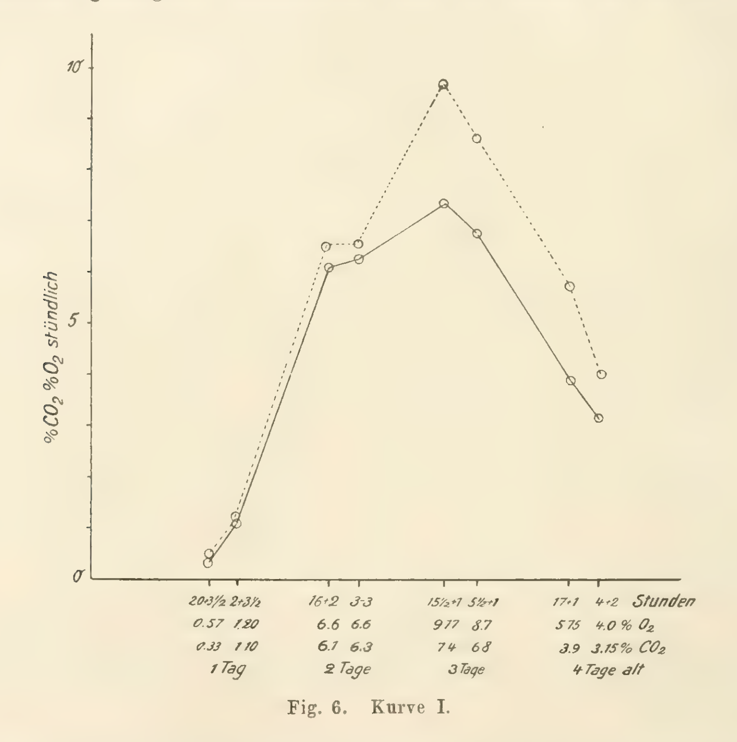


Fig. 6. Kurve I.

Schimmelpilze innerhalb dreier Tage der Zucker so weit verbraucht, daß er wohl den Bedarf an Verbrennungsmaterial nicht allein decken wird (Puriewitsch, 1900) und daß der Pilz nun anfangs gebildete Stoffwechselprodukte veratmet. Da die Nährlösung 0,4 % NH_4NO_3 enthielt, so könnte nach Wehmer[1]) (1891, S. 164) in

1) Wehmer, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1891, S. 164: Vom *Aspergillus* wird die Oxalsäure in beträchtlichen Mengen gebildet. Während nun bei mittlerer Temperatur eine vorübergehende Ansammlung der Säure stattfindet, die dann später zerstört wird, wird bei höherer Temperatur (+ 34 ° C) die Oxalsäure in demselben Maße gespalten,

unserem Falle auch eine Weiterspaltung vorübergehend gebildeter Oxalsäure den stärkeren Sauerstoffkonsum bewirken. Dieses Auseinandergehen der beiden Kurven wird uns auch in den anderen Versuchen entgegentreten: es ist ein Zeichen, daß der Atmungsprozeß in andere Bahnen geleitet ist.

Kehren wir nun zur eigentlichen Aufgabe zurück. Ich habe mich bei diesen Untersuchungen darauf beschränkt, Kulturen verschiedenen Alters gleicher Gefriertemperatur auszusetzen (— 10° bis — 12° C) und ihre nachträgliche Atmungstätigkeit bei optimaler Temperatur (+ 32° C) zu verfolgen.

In Kurve II (Fig. 7) sind die Atmungsgrößen einer 34 Stunden alten Kultur dargestellt, nachdem sie 14 Stunden lang in der Kälte

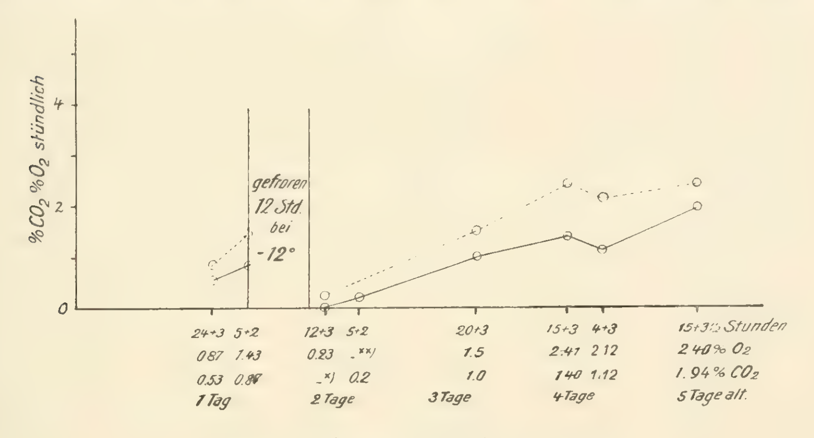


Fig. 7. Kurve II.
×) Nicht meßbare Mengen. — ××) Verunglückt.

(— 12° C) gehalten worden war. Nach dem Auftauen erreicht die Atmungsintensität erst nach 45 Stunden dieselbe Größe, die sie vor dem Gefrieren besaß. Es sind also sicher viele Zellen durch die Abkühlung getötet worden, denn die Kurve steigt sehr langsam an. Hierbei findet eine Neubildung von Hyphen statt: Die vor dem Gefrieren entwickelten Mycelinselchen zeigen nach 20 Stunden feine Ausstrahlungen von Hyphen, die sich zu einer dichten Decke vereinigen, während die ursprünglichen Mycelteile abgestorben und

---

wie ihre Bildung erfolgt. Dagegen findet hier eine Ansammlung geringer Mengen oxalsaurer Salze statt. Wie ein Versuch Wehmers (S. 171) zeigt, haben diese Oxalate die Fähigkeit, einen Teil der gebildeten Säure zu binden, also der Zersetzung zu entziehen. Hierbei geht das neutrale Salz in saures Oxalat über.

zu Boden gesunken sind. Diese Tatsachen konnte ich auch bei den folgenden Versuchen beobachten. — Nach insgesamt 4 Tagen ist das Maximum der Atmung in der Kultur erreicht, es tritt Sporenbildung ein. Der nachfolgende Kurvenanstieg ist der gesteigerten Atmungstätigkeit durch inzwischen gebildete und nun keimende Sporen zuzuschreiben.

Ich werde später noch einige Faktoren erwähnen, die auch eine Steigerung der Atmung nach dem Gefrieren bewirken könnten. Berücksichtigen wir vorläufig nur die überlebenden „Dauerzellen“ in der Pilzdecke. Wir wissen aus den Versuchen im I. Teile dieser Arbeit, daß eine Dauerzelle gewöhnlich an 3—4 Stellen neue Hyphen bildet, also durchschnittlich schneller Pilzmasse produziert als eine Spore. Selbst wenn also nur die Dauerzellen durch Bildung neuer Hyphen die Atmungssteigerung bewirken würden, so würde schon eine kleinere Anzahl resistenter Zellen zu gleichem Ergebnisse führen, wie eine größere Anzahl von keimenden Sporen.

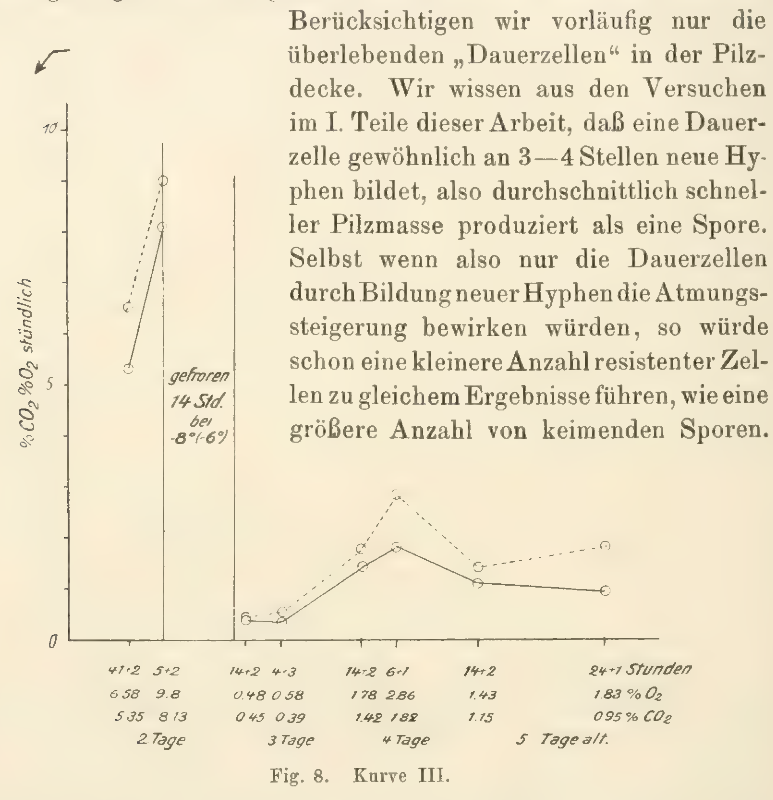


Fig. 8. Kurve III.

Da wir konstatierten (Tab. II, S. 11), daß mit fortschreitender Entwicklung der Kulturen die Zahl der resistenten Zellen zunimmt, so war für ältere Pilzdecken nach dem Gefrieren ein schnellerer Anstieg der Atmungskurve zu erwarten, da ja das neue Mycel von einer größeren Zahl Dauerzellen gebildet wird. Es wurde also eine 48 Stunden alte Pilzdecke der Kälte ausgesetzt. Nach Kurve III (Fig. 8; die Temperatur stieg während der Kälteperiode um 2° C) beträgt die stündlich produzierte CO_2-Menge vor dem Gefrieren

8,13 %, der CO_2-Verbrauch 9,08 %. Nach der Kälteperiode ist die Atmungstätigkeit auf ein Minimum reduziert. Sie nimmt nun im weiteren Verlaufe zu bis zu einem Maximum, das aber weit unter der Intensität der nichtgeschädigten Pilzdecke zurückbleibt. Der Verlauf der Kurve nach dem Gefrieren ist ähnlich dem der Kurve II, obgleich sich bei dem letzteren Versuche theoretisch eine größere Zahl von Zellen an der Neubildung des Mycels beteiligen, also auch die Kurve schneller steigen müßte. Eine Erklärung dieses Widerspruches zu der früher gewonnenen Erfahrung ist leicht möglich. Wenn wir berücksichtigen, daß innerhalb der ersten 48 Stunden ein großer Teil des Zuckers der Nährlösung vom Pilz verbraucht wird und an dessen Stelle Stoffwechselprodukte von teilweise saurem Charakter treten, so ist einzusehen, daß mit dem Schwinden des „Schutzstoffes", wie ihn der Zucker repräsentiert, auch die Kälteresistenz für viele Zellen verringert wird. Deshalb wird nur eine geringere Anzahl Dauerzellen neue Hyphen bilden. Schließlich mögen auch die Stoffwechselprodukte dazu beitragen, den Pilz kälteempfindlicher zu machen. Dazu kommt, daß das Wachstum des neuen Mycels in einer schon stark ausgebeuteten Nährlösung naturgemäß nicht so intensiv verläuft. Diese Momente kommen aber bei den früher angestellten Beobachtungen am Submersmycel in Wegfall, da dem kleinen Mycel dort eine verhältnismäßig viel größere Menge von Nährstoffen zur Verfügung steht. Der Pilz befindet sich in der früheren Versuchsanordnung in dieser Hinsicht unter günstigeren Bedingungen. Während sich dort in 3 ccm Lösung 6—10 Sporen entwickeln, kommt bei den Kulturen für die Atmungsmessung ungefähr das Hundertfache an Sporen auf 50 ccm Nährlösung.

Auch die mikroskopische Untersuchung der Randhyphen der 48 Stunden alten Pilzdecke ließ eine Wirkung der Stoffwechselprodukte auf die Zellen erkennen. Die Hyphen hatten größtenteils hefeartiges Aussehen. Diese Chemomorphose des *Aspergillus niger* tritt nach Raciborski (1905, S. 773, 777) z. B. auch nach Einwirkung von Chloroform und freiem Jod ein. Später stellte sie Ritter (1907, S. 225) auch für die Hyphen der Mucorineen fest. Bei Ritter findet sich auch auf Tafel X, Fig. 8 eine Abbildung der Hefeform des *Aspergillus*. Diese Bildung wird durch Zusatz von 0,5—0,75 % Oxalsäure zur Nährlösung erreicht.

Auch Richters Atmungsbeobachtungen am *Aspergillus*-Mycel liefern Beispiele dafür, daß die Veränderung der Nährlösung einen

Einfluß auf die Atmungsintensität hat. Betrachten wir z. B. seinen Versuch 4 (Richter, S. 620): Vor dem Gefrieren produzierte die 48 Stunden alte Pilzdecke in einer Stunde 50,65 mg CO_2, es muß sich hier also um eine ziemlich große Pilzdecke handeln. Nach 24stündiger Einwirkung von nur — 3° C erreichte die Atmungsintensität nach 40 Stunden (bei + 30° C) das Maximum bei nur 7,1 mg CO_2. In Versuch 6 (Richter, S. 621) produzierte die Pilzdecke nach 3 Tagen 16,17 mg CO_2 stündlich, sie war in der Entwicklung gegenüber der anderen in Versuch 4 bedeutend zurück. Diese Kultur wurde 2 Tage einer Temperatur von — 12° C ausgesetzt. Trotz dieser langen Kälteperiode stieg die Atmungsgröße innerhalb 41 Stunden wieder auf 16,17 mg, nach weiteren 27 Stunden auf 34,32 mg. Hiernach ist anzunehmen[1]), daß in Richters Versuch 4 die Nährstoffe der Kulturflüssigkeit vor dem Gefrieren zum großen Teile vom Pilze veratmet waren. Infolgedessen war die Kälteresistenz des Mycels vermindert und die Atmungsintensität erreichte deshalb nach dem Auftauen nur $^1/_7$ der ursprünglichen Größe. In Versuch 6 dagegen war die Nährlösung durch die langsamere Entwicklung der Pilzdecke nur wenig verändert, die Kälteresistenz und die Zuwachsgeschwindigkeit durch Stoffwechselprodukte nicht gemindert, so daß also die Atmungsgröße sich nach der Kälteperiode verdoppeln konnte. — Die Steigerung der Atmung nach wiederholtem Gefrieren läßt sich in Richters Versuchen wohl so erklären, daß entweder die Nährlösung während der Versuche gewechselt wurde, oder daß dem Mycel von Anfang an größere Mengen von Nährlösung zur Verfügung standen. Wenn allerdings, wie in Versuch 6, nach einer zweiten Abkühlung auf ca. — 80° C (Kältemischung aus Äther und fester Kohlensäure) die Atmungsgröße so beträchtlich über den ursprünglichen Wert hinaus steigt, so läßt sich die Vermutung nicht abweisen, daß an diesem Ergebnisse doch mittlerweile gebildete und nun keimende Sporen einen Anteil haben.

Bei einem neuen Versuche beseitigte ich den schädigenden Einfluß der geänderten Kulturbedingungen dadurch, daß ich 2 Stunden vor dem Gefrieren die verbrauchte Nährlösung durch 50 ccm neue Lösung ersetzte. Bei langsamem Neigen des Erlenmeyer-Kolbens wurde die Nährlösung vorsichtig abgegossen und dann,

1) Leider sind die Daten in Richters kurzer Mitteilung so unzureichend, daß man auf Vermutungen angewiesen ist. Weder die Größe der Kulturgefäße, noch die Menge der Nährlösung, noch der Gehalt der Nährlösung an organischer Substanz sind angegeben.

ohne daß die Oberseite der Pilzdecke benetzt wurde, frische Lösung an der Gefäßwandung herab eingelassen. In den 2 Stunden bis zur Kälteperiode konnte der Pilz auch den ursprünglichen Zustand der Kälteresistenz wieder erlangen.

Wenn also dafür gesorgt ist, daß eine schädigende Anhäufung von Stoffwechselprodukten unterbleibt und der Pilz sich in günstigen

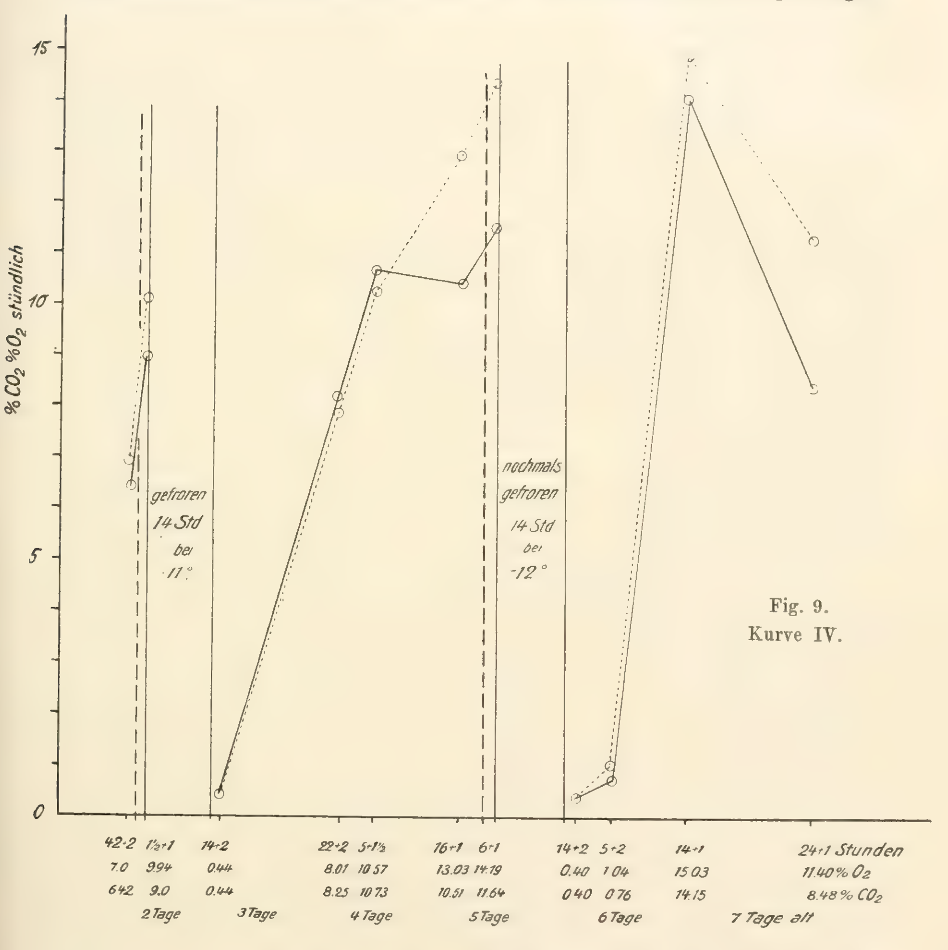


Fig. 9.
Kurve IV.

Ernährungsbedingungen befindet, so muß infolge der erhöhten Zahl an Dauerzellen nach dem Gefrieren der Zuwachs ein beträchtlicher sein. Auch die Atmung wird hierdurch eine entsprechende Steigerung erfahren. Diese Vermutungen wurden durch Versuche bestätigt. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in den Kurven IV und V (Fig. 9 und Fig. 10, S. 48) dargestellt. Die gestrichelte senkrechte Linie

zeigt an, wann den Kulturen neue Nährlösung geboten wurde. Die Wirkung dieser erneuten Zufuhr von Nährstoffen äußert sich schon vor dem Gefrieren in einer beträchtlichen Steigerung der Atmungsintensität, und wir sehen weiter, daß die Atmung auch nach der Kälteperiode schnell zunimmt.

Wenn ich schon vorhin erwähnte, daß eine überlebende Dauerzelle mehr Hyphen bildet als eine Spore, so möchte ich hinzufügen, daß in optimaler Temperatur diese Neubildung sofort einsetzt, während bei der Keimung nachträglich gebildeter Sporen eine gewisse Zeit nötig ist, bevor die Pilzmasseproduktion beginnt. Auch dieser Umstand kann für die schnelle Steigerung der Atmung von Bedeutung sein.

Es fragt sich nun, ob bei allen diesen Versuchen neben der Tätigkeit der Dauerzellen noch andere Faktoren die Zunahme der Atmungsgröße nach dem Gefrieren bewirken.

Da ist vor allem daran zu denken, daß außer den Dauerzellen der submersen Mycelien auch die hier zahlreich vorhandenen Lufthyphen berücksichtigt werden müssen. Die Versuche auf S. 18 lehrten aber, daß die Lufthyphen ganz allgemein resistenter sind als die submers wachsenden und daß sie erst nach lang andauernder Kälte absterben. Es wird also zu den Dauerzellen des Submersmycels noch eine stattliche Zahl von lebensfähigen Zellen des Luftmycels hinzukommen, die ihre Atmungsfähigkeit nach dem Auftauen in vollem Umfange wieder aufnehmen und neue Zellen produzieren können.

Auf die immerhin vorhandene Möglichkeit, daß das Gefrieren auf den Atmungsvorgang der überlebenden Zellen stimulierende Wirkung ausüben kann, soll hier kein großes Gewicht gelegt werden, da der Prozentgehalt der überlebenden Zellen, der allein ein begründetes Urteil darüber gestatten könnte, nicht bekannt ist.

Schließlich muß berücksichtigt werden, daß auch in abgetöteten Pflanzenzellen die CO_2-Ausscheidung noch für gewisse Zeit fortdauern kann. Auf einzelne Ergebnisse diesbezüglicher Untersuchungen einzugehen, würde hier zu weit führen. Es seien nur einige Autoren hier angeführt: Brenstein (1887), Krasnosselsky (1905), Palladin (1906), Nabokich (1908). Ihre Untersuchungen haben z. T. das Ergebnis, daß die Tätigkeit der Atmungsenzyme in getöteten Zellen nicht erlischt; vielmehr erfährt die Atmung bei gewissen Versuchsanstellungen oft unmittelbar nach dem Abtöten eine Steigerung über die ursprüngliche Intensität hinaus. Nach

Palladin (1906, S. 425) atmeten z. B. lebende Erbsensamen vor der Kältewirkung stündlich 3,8 mg CO_2 aus, nach dem Gefrieren dagegen 4,4, 4,5, 3,6, 3,4 mg. „Hieraus folgt, daß die Tätigkeit der Atmungsenzyme im lebenden Organismus durch die Anforderungen des Organismus reguliert wird. Diese Regulierung hört mit dem Tode der Pflanze auf, und deshalb beginnen die Atmungsenzyme in den ersten Stunden nach dem Tode stärker zu arbeiten als im Leben“ (S. 436).

Da die Enzyme abgetöteter Zellen in günstigen Temperaturen sogleich voll wirken, so müßte in unserem Falle die CO_2-Produktion schon unmittelbar nach dem Auftauen beträchtlicher sein, als dies in Wirklichkeit der Fall ist. Die postmortale Enzymwirkung dürfte also bei der CO_2-Abgabe in unseren Versuchen mit *Aspergillus niger* keine Rolle spielen.

Unter Berücksichtigung aller dieser Gesichtspunkte sind mir auch Richters Beobachtungsresultate verständlich. Wir sehen aber, daß durchaus nicht alle Zellen „wieder aufleben“ müssen, um die Atmungssteigerung zu bewirken.

Die Kurven IV und V (Fig. 9 und 10) sind in ihrem ersten Teile identisch. Ich benutzte diese Kulturen noch, um die Frage zu erörtern, wie diese Pilzdecken ein zweites Gefrieren aushalten. Zu der Zeit, als ich ein zweites Mal die Kälte einwirken lassen wollte, war die Nährlösung schon wieder ziemlich erschöpft, die Kälteresistenz des Mycels also auch geringer. Ich erneuerte deshalb in Kultur IV die Nährlösung vor dem zweiten Gefrieren. Das Ergebnis ist aus der Kurve IV (Fig. 9, S. 45) ersichtlich. Die Kurve steigt nach dem zweiten Gefrieren schnell, sogar über die ursprüngliche Intensität hinaus. — Wenn ich hier auf frühere Versuche zurückgreife, so möchte ich daran erinnern, daß nach Tabelle V (S. 27) kurz aufeinander folgendes Gefrieren (innerhalb 17 Stunden) nicht ertragen wurde. Der Anstieg der Kurve IV ist aber unter der Berücksichtigung zu verstehen, daß in dem größeren Zeitraume zwischen den beiden Kälteperioden dem Pilze Gelegenheit geboten ist, ein neues Mycel zu bilden, das wiederum eine große Zahl — ich möchte sagen sekundäre Dauerzellen — besitzt, die ihrerseits für das Weiterbestehen des Pilzes sorgen.

In Versuch 5 (Fig. 10, Kurve V, S. 48) wurde die Methode dahin geändert, daß ich die Kultur das zweite Mal ohne vorher-

gehenden Wechsel der Nährlösung gefrieren ließ. Die Kohlensäureproduktion geht nach der Kältewirkung auf kaum nachweisbare Mengen zurück (vgl. Kurve III, Fig. 8, S. 42). Nun wurde dem Mycel neue Nährlösung geboten. Die Atmungsgröße nimmt auch jetzt noch zu, aber sie erreicht nicht den Wert der Intensität vor dem Gefrieren. Dieser letzte Versuch unterstützt die Vermutung,

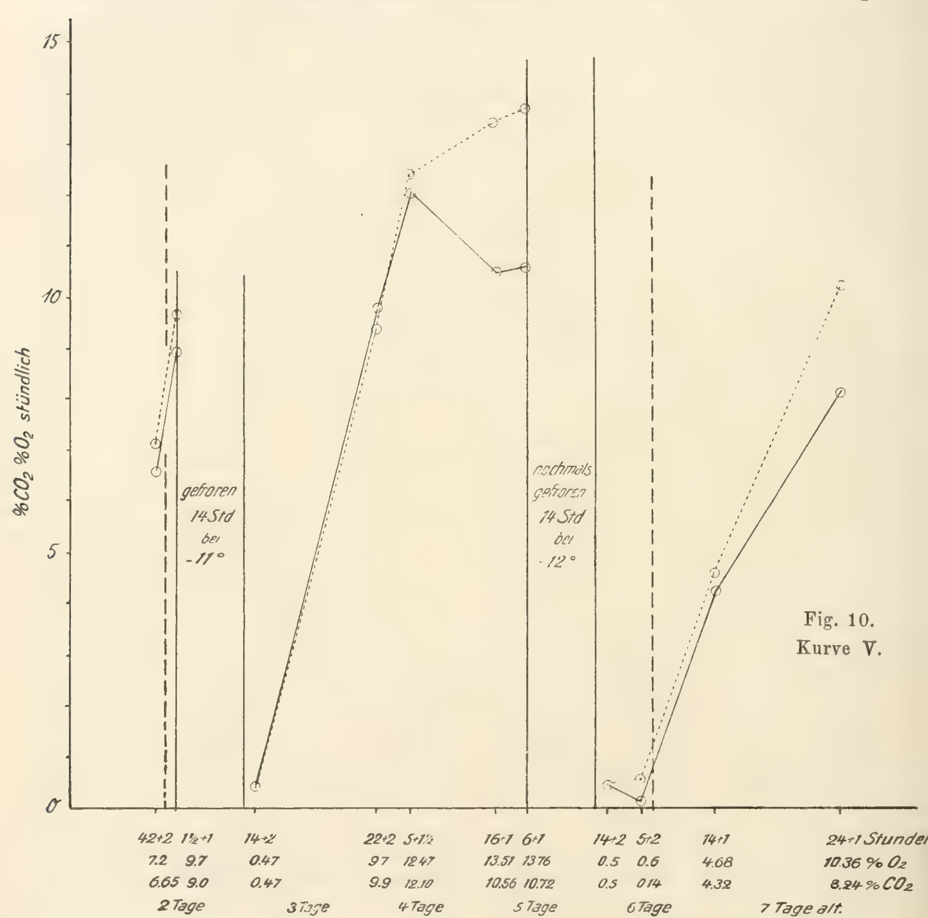


Fig. 10.
Kurve V.

daß die Pilzzellen vor der zweiten Kältewirkung durch die verbrauchte Nährlösung minder resistent geworden sind und nun in geringerer Zahl die Wachstums- und Atmungstätigkeit wieder aufnehmen. Ferner lehrt der Versuch, daß das Weiterleben einzelner Zellen nicht nur von der geeigneten Temperatur, sondern auch von reichlicher Nährstoffzufuhr abhängt.

Hatten die Untersuchungen des I. Teiles gezeigt, daß nur einzelne Dauerzellen ihre Lebenstätigkeit nach dem Gefrieren wieder aufnehmen können, während die in den meisten Pilzzellen eingetretenen Konfigurationsänderungen sicher irreparabel sind, so geht aus dem II Teile der Arbeit hervor, daß sich die Wiederaufnahme der Atmung ganz ungezwungen aus der Weiterentwicklung von „Dauerzellen" und resistenten Lufthyphen, in einzelnen Fällen auch aus dem nachträglichen Auskeimen von Sporen, die während der Beobachtungszeit neu gebildet worden waren, erklären läßt. Die Steigerung der Atmungsintensität nach der Kälteperiode ist also keineswegs so überraschend, wie sie Richter hinstellt.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

1. Die Zellen submerser Mycelien von *Aspergillus niger*, ebenso von *Penicillium glaucum* sind verschieden kälteresistent. Die Widerstandsfähigkeit nimmt für die untersuchte Entwicklungsdauer von 24—48 Stunden mit dem Alter zu. Nach der Kältewirkung sterben zuerst die Spitzen- und die angrenzenden Zellen ab. Die resistentesten Zellen finden sich, einzeln oder in Gruppen vereinigt, in der basalen Zone.

2. Die durch die Kältewirkung hervorgerufenen Desorganisationserscheinungen des protoplasmatischen Inhaltes schreiten nach dem Erwärmen der Kultur fort.

3. Die Desorganisation tritt ebenso nach Unterkühlung ein wie nach Eisbildung; in letztem Falle nur schneller. Die Dauer der Kältewirkung hat einen wichtigen Einfluß auf das Eintreten des Kältetodes. (Unter Kältetod wird sowohl schnelles als auch langsames Absterben verstanden.)

4. Lufthyphen sind allgemein resistenter als untergetauchte Zellen.

5. Zellen, die nach dem Auftauen sich nicht plasmolysieren lassen, sind stets tot; der Kollaps des Protoplasten tritt aber oft erst nachträglich ein. Zellen, die plasmolysierbar sind, können weiter leben oder absterben, je nach dem Grade der erlittenen Schädigung.

6. Der Kollaps, das sichtbare Schrumpfen des Protoplasten, kann nicht ausgeglichen werden. Er ist ein Zeichen des Turgor-

verlustes und des damit verbundenen Todes. Ein vorübergehender Verlust des Turgors im Sinne Richters wurde nicht beobachtet.

7. Einfluß günstiger Temperatur bewirkt, daß einzelne der in Punkt 1 genannten resistenten Zellen die Lebenstätigkeit nach dem Gefrieren wieder aufnehmen. Die günstige Temperatur braucht nicht unmittelbar nach der Kälte einzuwirken. Die Lebensdauer der resistenten Zellen in ungünstiger Temperatur ($+ 4^0$ C) ist um so kürzer, je größer die vorhergegangene Schädigung war.

8. Der Umstand, daß die resistenteren Zellen in günstiger Temperatur besser am Leben bleiben, beweist, daß diese Zellen unmittelbar nach dem Gefrieren sich in einem Schwächezustande befinden. Dieser Schwächezustand kann eben überwunden werden, wenn die Schädigung nicht zu weit fortgeschritten war.

9. Von den Zellen, die unmittelbar nach der Kältewirkung plasmolysierbar sind, sterben auch in günstiger Temperatur noch einige ab (vgl. Punkt 5). Sie haben also eine Schädigung oder Schwächung erfahren, die auch unter den optimalen Bedingungen reparabel ist.

10. Für eine bestimmte Zelle, die unmittelbar nach der Kältewirkung noch Lebensäußerung zeigt (plasmolysierbar ist usw.), kann deshalb nicht sofort mit Sicherheit entschieden werden, ob sie weiter leben wird.

---

11. Für die Atmungsbeobachtungen wurde das *Aspergillus*-Mycel als Pilzdecke kultiviert. Nur die Randzellen der Decke konnten mikroskopisch beobachtet werden. „Dauerzellen" waren auch hier nach der Gefrierzeit vorhanden.

12. Überlebende Zellen bilden nach der Kälteperiode eine neue Decke auf der ursprünglichen.

13. Die Atmungstätigkeit wird nach dem Auftauen im Mycel wieder aufgenommen.

14. Die schnelle Zunahme der Atmungsgröße nach der Kältewirkung wird vermutlich bewirkt: a) durch die „Dauerzellen", b) durch überlebende Lufthyphen, c) durch von beiden neu gebildete Hyphen.

15. Außer günstiger Temperatur sind gute Ernährungsbedingungen vorteilhaft für das Weiterwachsen der „Dauerzellen" und Lufthyphen und damit auch für die Erhöhung der Atmungsintensität.

16. Anhäufung von Stoffwechselprodukten kann eine Verminderung der Kälteresistenz zur Folge haben, was sich in einem geringeren Anstieg der Atmungskurve kundgibt.

17. Den Atmungsanstieg nach dem Gefrieren im Sinne Richters zu deuten liegt kein Grund vor.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institute der Universität Leipzig ausgeführt. Auch an dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rat Professor Dr. Pfeffer herzlichst danken für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine wohlwollende Unterstützung, die mir ständig zuteil wurde. Ebenso bin ich Herrn Privatdozenten Dr. Buder für seine Bemühungen zu bestem Danke verpflichtet.

Literatur-Verzeichnis.

Apelt, Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel. Cohns Beiträge zur Biologie d. Pflanzen, 1909, Bd. 9, S. 215.

Bartetzko, Untersuchungen über das Erfrieren von Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1910, Bd. XLVII, S. 57.

Bonnier et Mangin, Recherches sur la respiration et la transpiration des champignons. Ann. d. scienc. nat., 1884, VI. sér., vol. 17, p. 210.

— —, Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle. Ann. d. scienc. nat., 1884, VI. sér., vol. 18, p. 293.

Brenstein, Über die Produktion von CO_2 durch abgetötete Pflanzenteile. Dissertation. Kiel 1887.

Fischer, A., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., 1891, Bd. XXII, S. 73.

Göppert, Wärmeentwicklung in den Pflanzen. Breslau 1830.

Haberlandt, Schutzeinrichtungen der Keimpflanzen. Wien 1877.

Irmscher, Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknen und Kälte. Jahrb. f. wiss. Bot., 1912, Bd. L, S. 387.

Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXV, S. 80.

Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd. XXVIII, S. 627.

Krasnosselsky, Bildung der Atmungsenzyme in verletzten Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1905, Bd. 23, S. 142.

Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig 1864.

Kunstmann, Über das Verhältnis zwischen Pilzernte und verbrauchter Nahrung. Dissertation. Leipzig 1895.

Lidforss, Die wintergrüne Flora. Lund 1907.

Loew, Über den verschiedenen Resistenzgrad im Protoplasma. Pflügers Archiv f. Physiol., 1885, Bd. 35, S. 515.

Maximow, Chemische Schutzmittel der Pflanzen gegen das Erfrieren. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1912, Bd. 30, S. 52—66, 293—304, 504—516.

— —, Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1914, Bd. LIII, S. 327.

Mez, Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora, 1905, Bd. 94, S. 89.

Molisch, Das Erfrieren von Pflanzen bei Temperaturen über dem Eispunkte. Ber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-nat. Klasse, 1896, Bd. 105, Abt. I, S. 82.

— —, Untersuchungen über das Gefrieren von Pflanzen. Jena 1897.

Müller-Thurgau, Über das Gefrieren und Erfrieren von Pflanzen. Landw. Jahrb., 1880, Bd. 9, S. 134; 1886, Bd. 15, S. 453.

— —, Über Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niedriger Temperatur. Landw. Jahrb., 1882, Bd. 11, S. 751.

Nabokich, Über die Ausscheidung von CO_2 aus toten Pflanzenteilen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1908, Bd. 26a, S. 324.

Noack, Beiträge zur Biologie der thermophilen Organismen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1912, Bd. LI, S. 593.

Palladin, Die Arbeit der Atmungsenzyme der Pflanzen unter verschiedenen Verhältnissen. Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1906, Bd. 47, S. 407.

Pantanelli, Zur Kenntnis der Turgorregulationen bei Schimmelpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XL, S. 303.

Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl., Bd. II, Leipzig 1904.

Puriewitsch, Physiologische Untersuchungen über Pflanzenatmung. Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXV, S. 573.

Raciborski, Einige Chemomorphosen des *Aspergillus niger*. Bulletin de l'acad. des scienc. de Cracovie, 1906, S. 764.

Rein, Untersuchungen über den Kältetod der Pflanzen. Zeitschr. f. Naturwiss., 1908, Bd. 80, S. 1.

Richter, A., Zur Frage über den Tod von Pflanzen infolge niedriger Temperatur. (Kälteresistenz von *Aspergillus niger*.) Zentralbl. f. Bakteriol., II. Abt., 1910, Bd. 28, S. 617.

Ritter, Über Kugelhefe und Riesenzellen bei einigen Mucoraceen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1907, Bd. 25, S. 262.

Schaffnit, Studien über den Einfluß niederer Temperatur auf die pflanzliche Zelle. Mitteil. d. Kaiser Wilhelm-Institutes f. Landwirtschaft, Bromberg 1910, Bd. III, S. 143.

Schmidt, G., Über die Atmung ein- und mehrjähriger Blätter im Sommer und im Winter. Dissertation. Leipzig 1902.

Schumacher, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Hefe. Ber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-nat. Klasse, 1874, Bd. 70, Abt. I, S. 157.

Thoday, On the capillary eudiometric apparat. Ann. of Botany 1913, Bd. 27, S. 567.

Voigtländer, Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen. Cohns Beiträge z. Biologie d. Pflanzen, 1909, Bd. 9, S. 359.

Wehmer, Über den Einfluß der Temperatur auf die Entstehung freier Oxalsäure in Kulturen von *Aspergillus niger*. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1891, Bd. 9, S. 164.

Winkler, Albert, Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrb. f. wiss Bot., 1913, Bd. LI, S. 467.

Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen.

Mit Tafel I und 7 Textfiguren.

Von

G. Tischler.

I.

In seiner zusammenfassenden Behandlung der Periplasmodiumbildung berichtet Hannig (20) nach eingehenden Literaturstudien auch über die entsprechenden Beobachtungen bei den Antheren der Angiospermen. Er macht darauf aufmerksam, daß namentlich von seiten der neueren Morphologen kaum mehr auf das „Einwandern" der Tapetenzellen in das Pollenfach hinein besonders geachtet zu sein scheint, denn es fänden sich überall nur allgemeine Redewendungen über das Schicksal des Tapetums vor.

Kurze Zeit darauf schenkte uns Bonnet (2) eine ausführliche monographische Bearbeitung der „Tapètes plasmodiaux" für eben diese Angiospermen-Antheren. Und in die gute Literaturdiskussion werden hier auch eingehende eigene cytologische Erfahrungen an *Yucca*, *Atropa*, *Datura*, *Cobaea*, *Helleborus*, *Hyoscyamus* und *Fuchsia* verwoben. Da fiel mir auf, daß (S. 700) das Schicksal der Tapetenzellen generaliter so geschildert wird, daß es mit anderen Darstellungen nicht durchweg harmoniert. Es sollen nämlich sehr spät, erst nach Bildung der jungen Pollenkörner diejenigen „Desorganisations-Erscheinungen" beginnen, welche schließlich zur Aufgabe der Selbständigkeit des Tapetums führen [1]): die Zellwände lösen sich auf, es bildet sich ein kernreiches Syncythium (S. 701), „puis le plasma se disloque, se liquéfie en quelque sorte, et

1) Vgl. auch bereits die Bilder bei Bonnet (1).

l'espèce de gelée à laquelle il donne naissance se répand entre les grains de pollen. Strasburger (42, 1882) a signalé dans de nombreuses plantes des aspects de ce genre. Sur les coupes, les grains de pollen apparaissent alors comme des grains remplissant des alvéoles creusées dans une substance grisâtre qui s'est glissée dans tous les interstices. Peu à peu cette substance est digérée et disparaît, et corrélativement la membrane des grains de pollen se différencie."

Diese Beschreibung stimmt in der Tat mit den meisten mir aus der Literatur bekannten Fällen überein, speziell hat Strasburger (42, 43) in seinen beiden hierin grundlegenden Schriften in nicht mißverständlicher Weise für *Malva*, *Geranium*, *Gaura*, *Cucurbita*, *Senecio*, *Cobaea*, *Iris*, *Oenothera*, *Passiflora* und *Cephalaria* gesagt, daß immer erst die Tetradenbildung vollendet sein müsse und die jungen Pollenkörner ihre Membrandifferenzierung begonnen haben sollten, ehe die „Plasmodiumbildung" einträte. Und ich selbst hatte bei meinen Pollen-Untersuchungen an *Mirabilis*, *Ribes*, *Potentilla*, *Syringa*, *Bryonia* und *Musa* (46, 47, 48, 50) gleichfalls mich mit absoluter Sicherheit davon überzeugt, daß die Tapetenzellen hier sehr lange, ja, wie es scheint, für immer persistieren und von einem späteren „aktiven" Eindringen ins Pollenfach hinein hier keine Rede sein kann. Wußten wir doch auch schon früher (s. z. B. v. Goebel, 15), daß häufig die Tapetenzellen an ihrem ursprünglichen Ort verharren, von hier aus nur gewisse Stoffe secernieren („Sekretionstapetum"), um schließlich zu degenerieren.

Demgegenüber frappierte mich die Ausdrucksweise von Ernst (13) in seinem letzten schönen Sammelreferat, wenn er schreibt (S. 243): „Im späteren Verlauf der Pollensack-Entwicklung tragen die Tapetenzellen wesentlich zur Ernährung der Archesporzellen bei. Ihre Membranen werden dabei in der Regel aufgelöst, das Plasma verteilt sich gleichmäßig zwischen den inzwischen gelockerten Zellen des Archespors (v. m. gesp.) und beteiligt sich als Periplasmodium an den nutritiven und vielleicht auch an den formativen Prozessen der Pollenentwicklung." Die von mir „gesperrten" Worte treffen nun meines Wissens für die bisher untersuchten Dikotylen nicht zu; denn wenn hier überhaupt ein „Einwandern" stattfindet, erfolgt das, wie wir eben sahen, viel später. Goebel sagt in der Organographie (15, S. 768) korrekter: „Bei den Farnen und in den Mikrosporangien werden die Wände

der Tapetenzellen aufgelöst, ihr Plasma mit den (oft durch direkte Kernteilung vermehrten) Kernen wandert zwischen die isolierten Sporen-Mutterzellen oder ihre Tochterzellen ein und wird von diesen aufgebraucht."

Handelt es sich etwa dabei um prinzipiell ganz gleichgültige Zeitunterschiede in der Auflösung des Tapetums oder deuten diese daneben noch Differenzen viel gewichtigerer Natur an? Das soll in unserer vorliegenden Abhandlung erörtert werden.

Seit Hofmeisters Tagen und vor allem durch die detaillierten Angaben von Strasburger (42) und Hannig (20, 21) wissen wir, daß zahlreiche Gefäßkryptogamen tatsächlich schon zur Zeit der Ruhe der Sporen-Mutterzellen eine Plasmodiumbildung aufweisen. Und Hannig betont z. B. für *Equisetum* und *Azolla* mit Recht ausdrücklich, daß es sich hierbei nicht etwa um eine Art von Desorganisation, sondern um eine entschiedene Lebensäußerung handle. Die Verschmelzung der Tapetenzellen fängt dabei gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten an zahlreichen voneinander unabhängigen Stellen an, so daß gewisse, verschieden große „Nester von Fusionszellen" entstehen. Nach dem Einwandern des Tapetums zwischen die Sporenmutterzellen findet noch eine starke Kernvermehrung durch Amitose statt. Für lebhafte Stoffwechselvorgänge spricht das transitorische Auftreten von Stärkekörnchen im Plasmodium.

Erst gegen die Sporenreife hin werden die Plasmodialkerne leerer, sie sehen wie Blasen aus, und am Ende erfolgt Desorganisation und Resorption des Gesamtplasmas mit den Kernen.

Ist nun der Gegensatz zwischen den Gefäßkryptogamen und den Blütenpflanzen danach in der Tat ein prinzipieller, indem bei ersteren das Einwandern des Tapetums einen „aktiven", bei letzteren einen „passiven" Vorgang bedeutet?

In der Literatur finden sich verstreut einige Angaben über sonderbare kernreiche Plasmamassen zwischen den jungen Pollen-Mutterzellen resp. ihren Abkömmlingen bei einigen Monokotylen. An diese hat wohl Ernst bei seiner oben zitierten Zusammenfassung gedacht. Die Bilder sind indes von den Autoren noch sehr verschieden gedeutet und von Hannig in den meisten Fällen nicht, von Bonnet überhaupt nicht berührt.

Es erscheint mir richtig, die einzelnen Forscher bei ihrer Beschreibung selbst zu Wort kommen zu lassen, da sich daraus die Differenz der Auffassungen am besten ergibt.

Strasburger (42, S. 111) beschreibt wohl als erster ein solch kernreiches Plasmodium und zwar nur für *Arum maculatum*[1]). „Gleich nach Bildung der jungen Pollenkörner und Auflösung der Wände der Tetraden wandert die doppelte Schicht von Tapetenzellen, ihre Selbständigkeit aufgebend, zwischen die jungen Pollenzellen ein. Dieselben erscheinen hierauf in einem gleichmäßigen, fein granulierten Protoplasma eingebettet. Dieses Protoplasma füllt lückenlos den ganzen Raum zwischen den Körnern aus. Es ist ein Leichtes, in der feinkörnigen Substanz die Zellkerne der Tapetenzellen wieder zu finden. Dieselben zeigen sich etwas vergrößert und von ziemlich unregelmäßiger Gestalt. Sie halten sich zum Teil in der Peripherie des Faches, teils zwischen den Pollenkörnern auf.“ Anscheinend, ohne diese Angaben zu kennen, erwähnt Rosenberg (34, S. 8) ganz das gleiche, aber deutet die Erscheinung anders. „Bei *Arum maculatum* habe ich solche Kerne in großer Menge unter den Pollenkörnern gefunden. Hier sind dieselben sicher (v. m. gesp.) als steril gewordene und aufgelöste Archesporzellen aufzufassen.“

Auch für einige andere Araceen findet sich offenbar ähnliches in der sonstigen Literatur angeführt. So sagt D. H. Campbell (6, S. 6) für *Dieffenbachia Seguine:* „The young spores are embedded in a thick layer of nucleated protoplasm, doubtless derived from the broken down tapetum, and perhaps in part from a portion of the sporogenous cells. This point was not, however, investigated.“

B. M. Duggar[2]) (11, S. 90) weiß für zwei andere Araceen: *Symplocarpus foetidus* und *Peltandra undulata*, nach unserer Meinung bereits korrekter, anzugeben: „Upon the dissolution of the mother cell membrane, the tapetal cells become free, and wander in between the maturing microspores. Coming in contact with these forming microspores, the tapetal cells lose their identity as distincts cells, forming a general protoplasmic stratum, in which the nuclei persist for some time. Imbedded in this nourishing layer, the microspores rapidly increase in size, at the same time assuming a thicker wall.“

---

1) Bei allen anderen oben aufgeführten Gattungen spricht er nichts von Kernen zwischen dem Pollen, nur für *Malva crispa* (S. 89) gibt er an, daß „einzelne“ auch hierhin gelangen können. Doch kommt er (43) 1889 gar nicht mehr darauf zurück, während er (S. 58—59) im übrigen eine sehr ausführliche Schilderung des Verhaltens der Tapetenzellen gibt.

2) Diese Arbeit findet sich auch bei Hannig (20, S. 359) erwähnt.

Von sonstigen Studien über Araceen-Pollenentwicklung kenne ich nur noch eine hier in Betracht kommende Publikation, nämlich die Arbeit von Gow (17) über *Spathyema*. Von den uns hier interessierenden Stadien wird darin aber nichts gesagt.

Für die den Araceen verwandtschaftlich nahe stehenden Lemnaceen liegen die Verhältnisse anscheinend ähnlich. Wenigstens schreibt Miß Caldwell (3, S. 50)[1]: „When the microspore mother cells have become free by the breaking down of their cell walls, the tapetum sometimes divides, forming groups of cells projecting inter the mother cell region . . . These projecting cells evidently served to nourish the mother cells, as the latter were frequently found in close contact with them.“ Daneben sollen auch noch einzelne Pollen-Mutterzellen degenerieren und gleichfalls den Pollen ernähren. „The broken down mother cells frequently form incomplete chains extending into and almost across the loculus, though such masses are usually found near the tapetum.“ Auf Färbungen reagierten sie ganz gleich wie das echte Tapetum und hätten anscheinend ganz die gleiche Funktion. Also Miß Caldwell spricht nicht etwa von einem direkten Einwandern der Tapetenzellen und nimmt vielmehr neben diesen „projecting cells“ noch besondere „plasmodial werdende“ Pollen-Mutterzellen in Anspruch.

Aus dem Verwandtschaftskreis der „Helobiae“ sind eine Anzahl ähnlicher Angaben über „kernreiche Plasmodien zwischen dem Pollen“ wie bei den „Spathiflorae“ in der Literatur niedergelegt. Als erster dürfte Campbell (4) etwas derartiges für *Zannichellia* gesehen haben. Er ist hier indes der Meinung, daß (S. 42) „not all the sporogenous cells give rise to spores, but a certain number are broken down and their free nuclei can be observed among the young spores. This recalls the similar behavior of the sporogenous cells of *Equisetum*.“ Bei der nahe verwandten *Zostera* liegen nach Rosenberg (35) die Dinge so, daß im Antherenfach bestimmte Zellen des Archespors sich gegen die Regel quer teilen und „steril“ werden. Von diesen unterschieden sich zwar die das Antherenfach umgebenden Tapetenzellen, aber auch sie seien durch Abspaltung vom Archespor entstanden und gehörten nicht etwa zur Antheren„wandung“. In einem späteren Stadium befänden sich nun zwischen den jungen Pollenzellen freie Zellkerne. Sie differierten typisch von den Kernen der Pollenkörner (34, S. 8): „Die

1) Diese Arbeit findet sich auch bei Hannig (20, S. 359) erwähnt.

betreffenden Kerne sind stark cyanophil, auch färben sich ihre Nucleolen eher blau als rot. Das Chromatin kommt in Form kleiner Kügelchen von ziemlich gleicher Größe in einem deutlich netzförmigen Kerngerüst vor. Das Aussehen dieser Kerne erinnert sehr an die von mir beschriebenen und abgebildeten Kerne der *Drosera*-Drüsen.“ Sie sollen nach Rosenberg sowohl aus den Tapetenzellen wie zum weit größeren Teile aus den „verdrängten steril gewordenen Archesporzellen“ stammen. Des weiteren vergleicht der Autor diese freien Kerne mit den Funden Campbells bei Araceen und meint, künftige Untersuchungen würden auch hier wohl zeigen, daß die Nuclei zum großen Teile nicht aus dem Tapetum, sondern aus steril gewordenen Archesporzellen herkämen.

Kurze Zeit darauf weiß Murbeck (27) für *Ruppia rostellata* ganz Ähnliches zu schildern, doch läßt er das Plasma ausschließlich aus den Tapetenzellen herstammen. (S. 7—9): „Die Tetraden füllen lange nicht den ganzen Antherenraum aus, sondern ein erheblicher Teil wird von einer anscheinend einheitlichen Plasmamasse und zahlreichen in dieser eingelagerten Kernen eingenommen. Diese sowie das Plasma rühren indessen von den Tapetenzellen her, welche sich aus ihrem gegenseitigen Verbande losgelöst haben und dann, wie es bei verschiedenen anderen Monokotylen der Fall ist (so zweifelsohne auch bei *Zannichellia*), zu einer einzigen Masse zusammengeflossen sind, welche zwischen die Tetradenzellen eingewandert ist eben zu der Zeit, wo diese fertig gebildet wurden .... Wenn die Zellen der Tetraden sich voneinander losgelöst haben, dringt das aus den Tapetenzellen stammende Plasma und die in diesem eingemengten zahlreichen Kerne von allen Seiten zwischen dieselben hinein, und da die länglichen Pollenzellen alle möglichen Lagen einnehmen, so zeigt ein Schnitt durch eine Antherenkammer zu dieser Zeit ein sehr mosaikartiges Bild. Die Tapetenkerne persistieren während eines guten Teiles der Zuwachsperiode der Pollenkörner, nehmen aber allmählich an Größe ab und werden immer mehr cyanophil und arm an Nuclearsubstanz. Wenn der generative Kern der Pollenkörner sich teilt, sind sie ganz verschwunden.“

Die letztgenannten Gattungen *Zannichellia*, *Zostera* und *Ruppia* rechnet man zu der Familie der Potamogetonaceen, und es macht den Eindruck, daß das „kernreiche Plasma“ zwischen den sich teilenden Pollen-Mutterzellen und dem jungen Pollen genau so zum Familiencharakter gehört, wie bei den Araceen und Lemnaceen. Bei *Potamogeton foliosus* hat Wiegand (52) zwar nicht ausdrück-

lich gleiches beschrieben, aber vielleicht nur nicht darauf geachtet. (S. 345): „The complete disintegration of the tapetal cells . . is almost coincident with the divisions of the pollen-mother-cell. When the young pollen grains are free in the anther, therefore, only a disorganized mass of protoplasm is in the position formerly occupied by the tapetum. This substance is very soon distributed among the pollen grains, where it possibly serves as nutriment.“ Ob noch normale Kerne darin liegen, wird also gar nicht berührt, doch ist dies nach unseren eigenen unten mitzuteilenden Funden für *Potamogeton natans* überaus wahrscheinlich.

Von den übrigen Familien der Helobiae ist nach der Literatur nur noch bei der Scheuchzeriacee *Lilaea subulata*, und zwar wieder von Campbell (5) das „kernreiche Plasmodium“ gefunden. Er glaubt hier an die ursprüngliche Existenz von besonderen intermediär zwischen Tapetum und Archespor stehenden Zellen (S. 9 bis 10): „potentially sporogenous cells which do not . . . develop into spores, but become broken down and serve, like the true tapetal cells, to nourish the developing spores . . . . . The sporogenous cells after separation are imbedded in a nucleated mass of protoplasm derived from the tapetal cells and the imperfect sporogenous ones.“

Das sind, nach Möglichkeit wörtlich wiedergegeben, alle Angaben, die mir von den Helobiae bekannt geworden sind. Über die sonst noch cytologisch untersuchten Gattungen *Najas* (Campbell, 4), *Sagittaria* (Schaffner, 37) und *Helodea* (Wylie, 54) finden wir keine entsprechenden Angaben. Ohne weiteres ist damit natürlich noch nicht gesagt, daß hier in der Tat die „kernreichen Plasmodien“ fehlen.

Seit dem Jahre 1902 ist mir überhaupt, auch bei Vertretern aus anderen Monokotylenfamilien, keine neue hierher gehörige Beschreibung bekannt geworden. Wie wir sahen, kommt Hannig nur für zwei Fälle, Bonnet überhaupt nicht mehr auf diese Erscheinungen zurück. Die Verhältnisse bei den Dikotylen wollen wir erst am Schluß unserer Abhandlung berühren.

Eine wirklich eingehendere cytologische Schilderung der Entstehung solcher „kernreicher Plasmodien“ liegt, höchstens mit Ausnahme von Murbecks Angaben für *Ruppia*, zurzeit noch für kein Objekt vor. Da war es mir von großem Interesse, als ich bei einer Untersuchung heterantherer Pflanzen an *Commelina coelestis* die gleiche kernreiche Plasmamasse zwischen dem jungen Pollen aufdeckte, wie es für die oben genannten Spathiflorae und Helobiae

beschrieben war. Über die innerhalb des Andröceums hier zu beobachtende „Arbeitsteilung" unter den Stamina (s. z. B. v. Kirchner, 22) ist an dieser Stelle nicht zu berichten, da sich in allen sechs Antheren in der uns hier interessierenden Frage die nämlichen Verhältnisse bemerkbar machen. Vertreter der Commelinaceen sind ja nun schon öfter untersucht (s. die Literaturzusammenstellung bei Picard, 31), aber immer scheint allein auf die Pollen-Mutterzellen acht gegeben zu sein. Wenigstens habe ich weder bei Guignard, Strasburger, Farmer u. Miss Shove und Mottier noch bei der neuesten Publikation von Nawaschin (29) etwas von den eigenartigen Verhältnissen bezüglich des Tapetums erwähnt gefunden. Trotzdem sagte Guignard (19, S. 355) schon im Jahre 1885 von *Tradescantia:* „Il n'est peut-être pas de plante qui ait été plus étudiée, au point de vue qui nous occupe, que les points staminaux ou les cellules mères de pollen des espèces de ce genre!" Und Clark (8), der die gröberen morphologischen Verhältnisse der Blüten schildert, weiß auch nichts Besonderes von den Tapetenzellen der Commelinaceen zu melden.

Ich habe *Commelina coelestis*, *Rhoeo discolor* sowie *Tradescantia fluminensis* und *virginica* untersucht und alles Wesentliche identisch gefunden. Im nachfolgenden soll *Commelina coelestis* als „Paradigma" genauer geschildert werden.

II

Bonnet (2) hat in seiner mehrfach zitierten Abhandlung über die Tapetenzellen aufs neue auseinandergesetzt, wie aus dem „Protarchespor" durch tangentiale Abspaltung einer Zellschicht das echte Archespor (die „Ahnenzellen" der Pollen-Mutterzellen) und eine äußere Reihe geschieden werden. Letztere teilt sich dann wieder in eine innere Schicht, welche die „Tapetenzellen" liefert, und in eine äußere, die wir am besten als „Zwischenzellschicht" bezeichnen könnten. Aus ihr gehen nämlich durch eine bis mehrere tangentiale Teilungen die Zellreihen hervor, die wir zwischen Epidermis und Tapetum als „mechanische" und „transitorische" Zellen der Antherenwandung kennen. Auch für die Commelinaceen gilt dies Schema. In Fig. 1, Taf. I haben wir ein Stadium abgebildet, in dem (von außen nach innen) bereits deutlich Epidermis *(E)*, eine Reihe Zwischenzellen *(Zw)*, eine Reihe Tapetum *(T)*, endlich das Archespor *(A)* geschieden sind. Irgend ein wesentlicher Unterschied in der Organisation der einzelnen Zellen oder ihrer Kerne fällt

zunächst noch nicht auf. Hervorheben möchte ich vor allem, daß fast überall in den Kernen mehrere Nucleolen vorhanden sind.

Bei stärkerer Vergrößerung sehen wir einen Kern aus dem zukünftigen Tapetum in Fig. 2, Taf. I.

Eine schärfere Differenz zwischen den Tapeten- und Archesporzellen bezüglich ihres Kernaufbaues oder der Dichtigkeit des Cytoplasmas ist auch in etwas späterem Stadium ohne weiteres nicht zu konstatieren. Höchstens machen sich Unterschiede in der Größe stärker bemerkbar.

Bei der Zellvermehrung innerhalb der Antherenwandung bleiben die Tapetenzellschicht vorerst einreihig, ihre Zellen einkernig. Nur sehr ausnahmsweise (Fig. 3, Taf. I) finden wir zweikernige infolge der Nichtanlage einer Zellwand nach der Kernteilung. Fig. 4, Taf. I zeigt uns die Struktur eines Nucleus ungefähr zu der Zeit, in der die Kerne der Pollen-Mutterzellen im Leptonema sind oder in die Synapsis treten.

Jetzt ist aber der Unterschied zwischen den beiderlei Kernarten ein erheblicher geworden. Das Chromatin ist in den Tapetenkernen im wesentlichen feinkörnig geblieben oder in dünnen Netzen, Waben und Strängen geordnet; nur gelegentlich fallen gröbere fädige Bildungen auf, wie sie auch in Fig. 4 eingezeichnet sind.

In Fig. 5, Taf. I finden wir ein Übersichtsbild, das uns einen Schnitt durch ein ganzes Pollenfach zu dieser Zeit vorstellt. Außerhalb der gezeichneten Partie liegen die Epidermis, die Schicht, welche später die Faserschicht gibt, und die z. T. bereits zerdrückte Reihe von transitorischen Zellen. Diese ist stellenweise durch tangentiale Teilung zweischichtig geworden, was ich namentlich bei *Rhoeo discolor* ausgeprägt fand. Nun folgt das von uns im Bilde wiedergegebene Tapetum. Hier ist gleichfalls, etwas häufiger als in der vorigen Schicht, an einzelnen Stellen Zweischichtigkeit eingetreten. Doch gilt im ganzen genau wie bei Bonnets Objekten (S. 615): „Ce n'est qu'en des points très localisés qu'elle est dédoublée parfois en deux couches.“ Sämtliche Kerne des Tapetums sind gewohnterweise sehr chromatinreich, die Zahl ihrer Nucleolen ist variabel, meist aber beträchtlich. Die Größe der Kerne auf diesem Stadium ist ungefähr die folgende, wobei noch zu bemerken ist, daß die Nuclei in den verschieden großen Antheren keinen charakteristischen Unterschied in ihrer Größe ergeben:

(Die Zahlenangaben beziehen sich auf „Teilstriche“, deren Entfernung voneinander 0,00078 mm = 0,78 μ beträgt.)

im Durchschnitt:	im Durchschnitt:
16 : 12 = 14 Teilstr.	19 : 12 = 15,5 Teilstr.
16 : 10 = 13 „	12 : 20 = 16 „
19 : 14 = 16,5 „	20 : 12 = 16 „
18 : 24 = 21 „	18 : 16 = 17 „
14 : 15 = 14,5 „	16 : 16 = 16 „
16 : 11 = 13,5 „	18 : 10 = 14 „

Die Unterschiede zwischen diesen ganz beliebig herausgegriffenen 12 Kernen sind so groß, daß eine mittlere Größe anzugeben willkürlich erscheinen würde. Im allgemeinen darf man wohl sagen, daß die von 14—16 Teilstrichen-Durchmesser, d. h. also von ca. 11—12,5 μ, die Mehrzahl waren. —

Bisher ist offenbar die ganze Entwicklung der Tapetenzellen die „normale", sie entspricht z. B. völlig der von Bonnet studierten *Yucca.* Nun aber folgt nach dem französischen Autor bereits die „sénilité" (S. 626 ff.), d. h. es machen sich Desorganisationsmerkmale geltend. Es sei dahingestellt, ob diese Angabe für alle von Bonnet weiter beschriebenen Vorgänge korrekt ist. Jedenfalls dürfen wir bei den Commelinaceen noch von keiner Senilität sprechen. Während bei Bonnets Objekten die Zellen jetzt 2—4kernig werden und dann eine Kernfusion häufig einsetzt, ist bei unseren zwar die Zweikernigkeit der Zelle auch als ziemlich regelmäßige Erscheinung zu beobachten (Fig. 6, Taf. I), aber gleichzeitig verändert das Chromatin seine Anordnung so, wie in besonders lebhaft funktionierenden, u. a. in „Drüsen"-Kernen. Berühmt geworden und am besten studiert sind ja hier die von Rosenberg (33) näher untersuchten Kerne in den Drüsen der *Drosera*-Tentakeln. Außerdem beginnen sich an einzelnen Stellen die Zellwände im Tapetum aufzulösen. Es entstehen, wie bei *Equisetum* usw., immer zuerst Nester von „Syncythien", nachdem auch die ursprünglich noch vorhandenen Plasmodermen bei dieser Zellverschmelzung unsichtbar geworden sind. Gräper (18) sagte vor kurzem (S. 375), daß eine Altersschädigung der Zelle sich zuerst in einer Neigung zeige, ihre Eigenart als in sich abgeschlossenes Ganzes aufzugeben und daß dies sich in der Regel in einer Verschmelzung mit der Nachbarzelle äußere. Aber darum dürfen wir sicher nicht überall bei nichtsexuellen Zellfusionen auf typische Alterserscheinungen schließen. Hier stehen dem schon die Indizien entgegen, die wir aus Kernform- und Kernstruktur-Änderung gerade für lebhafte Aktivität hernehmen dürfen.

In unseren Fig. 7 u. 8, Taf. I ist zum Ausdruck gebracht, wie einige Zellen auch bei weit vorgeschrittener Syncythienbildung der anderen noch immer ihr eigenes Plasmoderma behalten können. Sind aber einmal diese gelöst, so ist, wie gesagt, in keiner Weise mehr eine Grenze zwischen den ursprünglich getrennten Zellinhalten nachzuweisen.

Bald macht nun das Cytoplasma nach dem Raum hin, in dem die Pollen-Mutterzellen liegen, Bewegungen, wie wir sie etwa von den Myxomyceten her als „amöboide“ zu bezeichnen gewohnt sind. Wir finden meist an der äußersten Grenze das Plasma besonders dicht gelagert. Auch die Kerne verändern jetzt ihre Form, sie erhalten amöboide Konturen und zwar vorzugsweise nach der Innenseite des Plasmodiums hin. Hier zeigen sich ihre stärksten Gestaltsveränderungen während der ganzen Ontogenese. Man kann alle möglichen merkwürdigen Bildungen auffinden: ganz langausgezogene, eingeschnürte, eingebuchtete Kerne liegen dabei nahe solchen, die in ihrer Form gegen früher scheinbar unverändert geblieben sind. Karyogamien, die sonst in den alternden Tapetenzellen so häufig sind, scheinen hier nur sehr selten vorzukommen. Sehr oft liegen dabei die Kerne ziemlich dicht nebeneinander und erst bei genauerem Zusehen lassen sich ihre einzelnen Territorien scharf trennen. Diese im allgemeinen fehlende Kernverschmelzung berührt merkwürdig, wenn man an die zahlreichen Beispiele denkt, die Němec (30) für die Leichtigkeit derartiger Fusionen anführt.

Wieder ganz willkürlich herausgegriffene Kerne maßen in diesem Stadium (in dem oben näher präzisierten Maßstabe):

	im Durchschnitt:			im Durchschnitt:	
17 : 13	= 15	Teilstr.	19 : 13	= 16	Teilstr.
20 : 8	= 14	„	12 : 15	= 13,5	„
15 : 12	= 13,5	„	15 : 10	= 12,5	„
13 : 12	= 12,5	„	15 : 14	= 14,5	„
14 : 10	= 12	„	15 : 12	= 13,5	„
10 : 10	= 10	„	13 : 7	= 10	„

Das sind ziemlich die gleichen Maße wie vorhin, eher sind die Größen nach unten hin verschoben (doch ist das wohl Zufall). Die „mittleren Durchmesser“ machen noch weniger Anspruch auf Genauigkeit als früher, weil sich die Kerne jetzt oft besonders weit von der Kugelform entfernen und zwei zum Maß gewählte Durchmesser das Volumen sehr wenig eindeutig festlegen.

Die Pollen-Mutterzellen haben inzwischen die beiden meiotischen Teilungen durchgemacht und das Plasmodium erstreckt sich nun immer weiter ins Pollenfach hinein. Die Kerne halten mit dem Vorschreiten des Plasmas (s. auch Fig. 8, Taf. I) gut Schritt, bleiben also nicht etwa einseitig in größerer Menge an der Peripherie zurück. Höchstens könnte das für die allerersten Stadien des Einwanderns gelten. Man hat jetzt schöne Bilder, die ganz denen von Miß Caldwell (3) für *Lemna* entsprechen, die die „projecting cells", wie wir oben sahen, näher beschreibt.

Nach der Isolierung der jungen Pollenkörner schiebt sich das Plasmodium auch in die hier entstandenen Zwischenräume weiter vor. Und sehr bald füllt eine ganz gleichmäßige Plasmamasse das Pollenfach völlig aus und stellt so eine morphologische und wohl auch physiologische „Einheit" dar. Der Pollen ist in diesem kernreichen Plasma also eingebettet in anscheinend genau derselben Weise, wie wir das von den Spathifloren und Helobiern hörten (Fig. 9, Taf. I). Hier ist aber ganz sicher das Gesamt-Material aus den Tapetenzellen hergekommen, ein „Sterilwerden" gewisser Pollen-Mutterzellen, das von einigen Autoren daneben angenommen war, und durch das die Plasmamassen gewissermaßen einen doppelten Ursprung bekommen sollten, fällt hier durchaus fort. Ich glaube, daß erneute Untersuchung auch für die genannten Gruppen im wesentlichen das gleiche ergeben wird. Lückenlose Stadien, wie wir sie hier für *Commelina* geben, wurden ja bisher noch kaum für die anderen Gattungen (höchstens von Murbeck für *Ruppia*) beigebracht.

Während der ganzen Zeit lassen die Tapetumkerne kein Anzeichen von Degeneration erkennen. Ob ihre Zahl, wie das für *Equisetum* von Hannig beschrieben wird, sich noch vermehrt, läßt sich nur indirekt angeben, da jedes Anzeichen für eine direkte oder indirekte Teilung absolut fehlt. Man kann Hunderte und Tausende von Nuclei durchmustern, selbst zu einer Zeit, in der die Kerne der Pollen-Mutterzellen in allen nur möglichen Teilungsstadien in großer Menge dazwischen liegen, und niemals läßt sich ein Indizium irgendwoher nehmen, daß vor kurzem eine Teilung der Tapetenkerne stattgefunden habe. Ich habe dieses Nebeneinander von sich teilenden Kernen der Pollen-Mutterzellen und von ruhenden des Tapetums nicht nur bei *Commelina*, sondern auch bei *Tradescantia* und *Rhoeo* in aller Deutlichkeit oft genug gesehen. — Die Tapetenkerne haben jetzt völlig den Charakter von „Drüsenkernen"

verloren (Fig. 10 u. 11, Taf. I), das Chromatin ist wieder feinkörnig verteilt, die Nucleolen merkwürdigerweise durchweg in Einzahl (vgl. übrigens Hannig für *Azolla* S. 248, für die der Straßburger Autor aber Teilungen der Kerne wahrscheinlich macht). Irgend eine nennenswerte Veränderung der Größe ist nicht eingetreten, höchstens kann ganz allgemein von einer größeren Gleichmäßigkeit der Form gesprochen werden. Willkürlich herausgegriffene Kerne maßen z. B. (die Maße wie oben):

	im Durchschnitt:		im Durchschnitt:
15 : 15 =	15 Teilstr.	17 : 12 =	13,5 Teilstr.
17 : 12 =	14,5 „	13 : 11 =	12 „
15 : 14 =	14,5 „	16 : 11 =	13,5 „
15 : 9 =	12 „	14 : 14 =	14 „
17 : 13 =	15 „	15 : 12 =	13,5 „
16 : 13 =	14,5 „	13 : 14 =	13,5 „
17 : 14 =	15,5 „	15 : 14 =	16 „
15 : 12 =	13,5 „	16 : 13 =	14,5 „

Das Plasma des „Periplasmodiums“ muß an Masse stark zugenommen haben. Erstlich repräsentieren die Hohlräume zwischen den jungen Pollenkörnern, die jetzt ganz mit Cytoplasma erfüllt sind, ein größeres Volumen, als das der ursprünglichen einzelnen Tapetenzellen betrug. Demgegenüber könnte man vielleicht einwenden, daß sich jetzt eine schön wabige Struktur im Plasma zeigt, welches vorher viel dichter gelagert war, und daß infolgedessen eine tatsächliche Massenzunahme durch die Plasmaverteilung vorgetäuscht werde. Dies wird aber mehr als wettgemacht durch die Größenzunahme, die das ganze Pollenfach erfahren hat. Messungen zeigten mir, daß es gegenüber der Zeit, in der die Pollenmutterzellen in Synapsis lagen, um die doppelte Länge, gegenüber der Zeit der Tetradenteilungen auch noch sehr beträchtlich sich vergrößert hat. Mit diesem Wachstum des Pollenfaches ist das Wachstum des Periplasmodiums Hand in Hand gegangen.

Lassen sich nun irgend welche auffälligen Beziehungen zwischen dem Periplasmodium und den in dieses eingeschlossenen Pollenkörnern wirklich nachweisen? Wenn wir von den gefärbten Präparaten ausgehen, so könnten Bilder gleich Fig. 10 u. 11 höchstens Anzeichen dafür abgeben. So sehen wir, wie die Kerne stellenweise ganz dicht an das Pollenkorn gelagert und womöglich nach

hierhin noch in einen besonderen Fortsatz ausgezogen sind, so sehen wir weiter, wie die feinsten Exinevorsprünge in anscheinend charakteristischer Weise mit den „Waben“ des Cytoplasmas zusammen liegen können. Bei vielen *Filicales* entsteht ja bekannter Weise ein besonderes „Perispor“, das als eigene Haut der Exine der jungen Spore aufgelagert wird. Aber Hannig (21) macht ausdrücklich darauf aufmerksam, daß das selbst innerhalb dieser Pflanzengruppe nicht allgemein gelte. Es gibt sogar einzelne Familien wie die Aspidiaceen oder Unterfamilien wie die Blechneen, in denen perisporfreie und perisporhaltige Spezies nebeneinander vorkommen. Von irgend welchen Perisporien ist bei unserer hier näher geschilderten Familie in Übereinstimmung mit der herrschenden Auffassung aber nichts zu konstatieren. Und eine direkte Beeinflussung der Exine in ihrer charakteristischen Form werden wir auch ablehnen müssen, um so mehr als die erste Anlage der jungen Pollenhäute noch innerhalb der Pollenmutterzellmembran vor sich geht. Ich habe speziell an den Flächen, die den anderen Abkömmlingen einer und derselben Pollen-Tetrade zugekehrt waren, konstatieren können, daß die Exine bereits in meßbarer Dicke vorhanden war, wenn sich das Plasmodium zwischen die vier frei werdenden Pollenkörner drängte. So bleibt allein eine indirekte Beeinflussung des Wachstums der jungen Mikrosporen übrig. Etwas derartiges ist ja in sehr extremem Maße von Fitting (14) für die Makrosporen von *Selaginella* und *Isoetes* geschildert worden. Für letztere aber (S. 121) hören wir, daß „eine Auflösung ..... der .... Tapetenzellen ... weder in diesem noch in einem späteren Stadium stattfinde“, trotzdem früher eine solche beschrieben war (Goebel, Mer, Farmer) und für *Selaginella* gilt das gleiche. Auch hier findet „das Wachstum der Sporenhäute .. ohne jeden Kontakt mit dem Plasmakörper der Spore und ohne Berührung mit einem aus den Tapetenzellen abzuleitenden Periplasma statt.“ Aus eigener Erfahrung darf ich an die großen Pollenkörner bei *Mirabilis* erinnern (48), deren Häute so außerordentlich an Dicke zunehmen und für die auch nur eine indirekte Wirkung des Tapetums möglich ist, denn ein wirkliches Einwandern des Plasmas zwischen die jungen Pollenkörner fehlt hier gleichfalls.

Wenn nun gerade diese Beispiele, in denen die Sporenmembranen anscheinend in sehr weitgehendem Maße unabhängig vom Plasma der eigenen Zellen so starkes Wachstum zeigen, von einem

„nicht aufgelösten“ Tapetum ernährt werden, so ist es schwer einzusehen, warum nicht überall diese Ernährungsweise genügen sollte. Mit anderen Worten: einen speziellen ökologischen Nutzen dürfen wir in dem Einwandern des Tapetalplasmodiums kaum sehen.

Wir bezeichnen charakteristische Erscheinungen, die wir unter dem „einseitigen“ Einflusse besonderer äußerer oder innerer Reize phylogenetisch entstanden denken, als „Anpassungsmerkmale“. v. Nägeli (28), der diesen Terminus (S. 327) geschaffen hat, sagt, daß sie „eine geringere Permanenz als die Organisationsmerkmale“ besitzen, die „durch die selbständige Umbildung des Idioplasmas bedingt werden und welche in Übereinstimmung mit ihrem Ursprung sich den äußeren Verhältnissen gegenüber gleichgültig verhalten“. Auch im Zeitalter des Mendelismus, in dem wir wohl nicht mehr so leicht geneigt sind, „Merkmale“, resp. die ihnen zugrunde liegenden Gene unter dem Einfluß besonderer einseitig wirkender Reize entstanden zu denken, in welchem uns vielmehr als Ideal vorschwebt, die sämtlichen zutage tretenden Charaktere als Reaktionsnormen einzelner voneinander unabhängiger „Einheiten“ hinzustellen und die Entstehung dieser „hinter den äußeren Erscheinungen liegenden Gene“ kausal zu erklären, auch in diesem für eine „direkte Bewirkung“ skeptischen Zeitalter werden wir im allgemeinen diejenigen Merkmale systematisch höher schätzen, welche uns ohne besondere ökologische Bedeutung erscheinen. Damit kommen wir aber notwendig auf die Frage, ob die Art und Weise, wie sich bei den Commelinaceen die Tapetenzellen verhalten, ein Einteilungsmerkmal abgibt, das systematisch brauchbar ist.

Jedoch auch abgesehen von solchen systematisch-phylogenetischen Gesichtspunkten, auf die wir erst weiter unten eingehen wollen, haben wir in der Periplasmodiumbildung der Tapetenzellen ein Phänomen vor uns, das von Interesse für die allgemeine Biologie ist. Analysieren wir es, so würden wir offenbar als Primärerscheinung, die alles andere erst ermöglicht, die Lösung der Zellmembranen ansehen. Ohne Entfernung der festen Hülle kann der Inhalt nicht heraustreten. Aber wir haben doch bei ganz den gleichen Blütenpflanzen, die ein Periplasmodium im Pollensack haben, an anderer Stelle gleichfalls eine ungekammerte vielkernige Plasmamasse, die nur durch ein Plasmoderma gegen eine Höhlung abschließt, nämlich im „Embryosackwandbeleg“. Hier fehlt ein

solches Verlassen des ursprünglichen Standortes in Form eines unregelmäßig konturierten „Hinflutens“ nach innen doch völlig! Wir können den Unterschied auch so ausdrücken: Im Embryosackwandbelege bleibt die Oberflächenspannung an der Innenwand offenbar überall die gleiche, während bei den ihrer Zellwände befreiten Tapetenzellen sich an der Innenseite starke Änderungen der Spannung bemerkbar machen. Denn nach unseren jetzigen Kenntnissen müssen wir jede amöboide Bewegung von plasmodialen Massen mit derartigen Spannungsdifferenzen in Verbindung bringen. Am naheliegendsten wird als Ursache anzunehmen sein, daß der Stoffwechsel, den wir zwischen dem „drüsigen“ Tapetum und den Pollenmutterzellen resp. ihren Abkömmlingen postulierten, die Oberflächenspannung beeinflußt.

Physiologische Arbeit müßte hier einsetzen, um den auch durch diese Deduktion wahrscheinlich gemachten starken Stoffaustausch des Näheren zu prüfen. Dazu wäre wohl Vorbedingung eine Isolierung des gesamten Inhaltes eines Pollenfaches, einschließlich des Tapetums. Aber selbst bei dem vorsichtigsten Öffnen der Antheren und sofortigen Verbringen in Zucker- oder mit Zucker getränkte Gelatinelösungen starben die Zellen in meinen Versuchen bald ab. Als Kontrolle dienten mir vor allem sich teilende Pollenmutterzellen, die unter diesen neuen Verhältnissen das weitere Vorschreiten der Mitosen sistierten und ca. 24 Stunden später dann deutliche Zerfallserscheinungen zeigten.

Mein Ziel war anfangs zu versuchen, die Tapetalplasmodien auch „von den Pollenkörnern“ fort in die zuckergetränkte Gelatine wachsen zu lassen. Vielleicht können weniger empfindliche entsprechende Gewebe anderer Arten aufgefunden werden, bei denen der Versuch positiven Erfolg aufweist. Für *Aspidium trifoliatum* hat Hannig (21, S. 329) ebenfalls nur konstatieren können, daß, wenn die Sporangien erst einmal gewaltsam geöffnet sind, der Inhalt damit soweit zerstört wird, daß z. B. eine Plasmolyse sich nicht mehr ausführen läßt. Ein weiteres im Auge behalten dieser Versuche scheint mir auch aus dem Grunde von Interesse, weil amöboide Bewegungen freier pflanzlicher Plasmodien eigentlich nur bei den Myxomyceten eingehender studiert sind. Dabei sind auch für die Algen, wie die interessanten Versuche O. Richters (32) bei Diatomeen und die hier (S. 100) für Chlorophyceen angeführten Literaturangaben zeigen, gleichfalls manche Plasmodiumstadien beschrieben worden.

Wir haben noch einige Worte über das weitere Schicksal der Periplasmodien in unserem Falle zu sagen. Ich untersuchte diese Endstadien besonders eingehend bei *Tradescantia fluminensis* und kann nur betonen, daß sie wieder in allem Wesentlichen mit den von Hannig untersuchten *Equisetum* und *Azolla* (20, S. 220 ff., S. 265, S. 275) übereinstimmen.

Die Plasmodiumkerne werden sichtlich chromatinärmer, um dann von einem bestimmten Augenblick an wie kollabiert auszusehen. Ihre Oberflächen werden höckerig, eine Differenzierung im Innern ist nicht mehr zu beobachten, das Volumen wird deutlich kleiner. Schließlich sehen sie „glasig“ aus, von basischen Farbstoffen lassen sie sich nicht mehr färben und zerfallen in kleinere Körner, die resorbiert werden. Nach der Terminologie von Bonnet (2, S. 676) dürfen wir hier somit von einer „Pyknose“ sprechen, denn gerade das „Glasig werden“, das homogene Aussehen der Nuclei zu bestimmter Zeit, unterscheidet diese von der „Karyorrhexis“ und der „Karyo- oder Chromatolyse“. Bonnet macht ja aber selbst darauf aufmerksam, daß der Modus der Kerndegeneration offenbar keine prinzipielle Bedeutung hat.

Während dieser Vorgänge hat das Plasma an Masse stark abgenommen. Der Raum zwischen den einzelnen Pollenkörnern wird immer kleiner, und entsprechend muß Plasmodialsubstanz resorbiert werden. Die Struktur geht von der wabigen in eine flockige über. Zur Zeit der Reife des Pollens ist keine Andeutung von irgend welchen Bestandteilen des Periplasmodiums mehr vorhanden.

III.

Wir berührten oben bereits die Frage, ob wir das eigenartige Verhalten der Tapetenzellen bei den Commelinaceen als „Organisations-“ oder als „Anpassungs“-Merkmal im Sinne v. Nägelis verwerten können und schnitten damit die Bewertung des Phänomens in systematischer resp. phylogenetischer Hinsicht an. Um hier zu einem definitiven Urteil zu kommen, wird es notwendig sein, zu konstatieren, inwiefern ein echtes Periplasmodium in gewissen Familien konstant oder fast konstant vorkommt, in anderen ebenso konstant oder fast konstant fehlt.

Nun wäre es ja denkmöglich, daß mehrfach unabhängig voneinander bei den Angiospermen ein derartiges Periplasmodium auf einer gewissen Organisationsstufe eintritt, ebenso wie wir es bei

Equisetum einerseits, *Azolla* und den übrigen untersuchten Farnen andererseits vorfinden, die doch wohl sicher eine nähere Verwandtschaft untereinander nicht aufweisen.

Dieser Erwägung steht jedoch vorläufig für die Monokotylen die Tatsache gegenüber, daß bisher ein echtes Tapetalperiplasmodium nur für Angehörige gewisser Verwandtschaftsreihen beschrieben ist, nämlich für die Helobiae und die Spathiflorae (in der Englerschen (12) Begrenzung). Dazu treten jetzt noch die Commelinaceen. Sehen wir zunächst von den Dikotylen ganz ab, so fehlen Angaben über entsprechende Bildungen von Spezies aus den Englerschen Reihen der Triuridales, der Glumiflorae, der Liliiflorae, der Scitamineae, der Microspermae und, was bei der meist angenommenen näheren Verwandtschaft mit den Spathiflorae eigentümlich berührt, auch bei den Pandanales, den Principes und den Synanthae. Die Literatur ist dabei aber sehr ungleichmäßig zu beurteilen; vielfach fehlen Angaben über das Schicksal des Tapetums, auch wo wir nähere Details über das der Pollenmutterzellen wissen, vielfach sind ganze Reihen überhaupt noch ununtersucht, vielfach liegen nur flüchtige Bemerkungen vor.

Für die Glumiflorae betont schon Golinski 1893 (16) und er bildet es in seinen Figuren 3 u. 4 ab, daß zwischen den Pollen-Tetraden eingewanderte Protoplasmapartikel von den Tapetenzellen her nicht gesehen werden konnten. Er steht aber offenbar unter dem Banne der herrschenden Auffassung, wenn er trotzdem meint, es möchte ein Periplasmodium doch vielleicht vorkommen. Soweit ich jedoch die Literatur kenne, ist von Golinski bis auf Stout (1912, 41) niemals je irgend ein Tapetalplasmodium bei einer Glumiflore beschrieben oder abgebildet worden.

Für die Triuridales ist kürzlich von Wirz (53) eine Arbeit erschienen, in der der Autor angibt, daß die Tapetenzellen ziemlich lange erhalten bleiben. Ein Plasmodium wird nicht beschrieben.

Für die Scitamineae weiß ich u. a. aus eigner Anschauung (*Musa* 50), daß ein echtes Periplasmodium fehlen kann. Für die Microspermae existieren ja wieder mehrere eingehendere Arbeiten über das Verhalten der Antheren. Aber auch für sie kenne ich keine stichhaltigen Angaben über ein Verhalten der Tapetenzellen, das dem bei den Commelinaceen geschilderten entspräche (vgl. z. B. die Mikrophotographie bei Coulter u. Chamberlain (9) Fig. 62). Die Principes und Synanthae sind anscheinend auf

das uns hier interessierende Merkmal hin noch gar nicht untersucht, die Pandanales zwar in einzelnen Gattungen (Schaffner, 38), aber mit Rücksicht auf unsere Resultate dürfte auch hier eine allgemeinere Untersuchung vonnöten sein. Über sie sowie die Liliiflorae wollen wir gleich noch etwas ausführlicher sprechen.

Man sieht aus diesem Résumé, daß hier noch sehr viel Arbeit zu leisten sein wird, um zu definitiver Klarheit darüber zu kommen, inwieweit das Verhalten der Tapetenzellen systematisch brauchbar ist. Einzelne „Stichproben" habe auch ich gemacht, wobei ich mich in der Wahl der Objekte vorerst von folgenden Gesichtspunkten leiten ließ:

1. Existieren auch bei den noch nicht daraufhin untersuchten Helobiae durchweg Periplasmodien?
2. Verhalten sich wirklich die Commelinaceen so verschieden von gewissen anderen Monokotylengruppen, z. B. den Pandanalen und Liliifloren, die doch in anderer Hinsicht mancherlei Ähnlichkeiten mit ihnen aufweisen?

Ich habe nun zunächst entsprechende Antheren von folgenden Helobiern in der üblichen Weise in Flemming fixiert, eingebettet, geschnitten und gefärbt[1]), nämlich von *Aponogeton distachyus*, *Butomus umbellatus*, *Alisma Plantago* und *Potamogeton natans*. Die gewählten Spezies gehörten also zu ganz verschiedenen Familien, die nach Engler selbst zu gesonderten „Unterreihen" zu rechnen sind. Ich habe nicht für alle eine lückenlose Reihe von Entwicklungsstadien verfolgt. Aber gerade die entscheidenden habe ich jedesmal aufgefunden. Das Resultat sei in aller Kürze gleich vorweggenommen. Bei *Aponogeton*, *Butomus* und *Potamogeton* existiert ein typisch einheitliches Periplasmodium, ganz dem von *Commelina*, *Tradescantia* und *Rhoeo* gleichend. Schon unmittelbar nach Loslösung der jungen Pollenkörner aus dem Tetradenverbande hat es sich vollständig zwischen ihnen ausgebreitet und enthält zahlreiche, dem Aussehen nach durchaus lebenskräftige, normale Kerne, die sich durch ihre Färbung gegenüber den angewandten Tinktionsmitteln (Hämatoxylin und Säurefuchsin) etwas von den Nuclei der jungen Pollenkörner unterschieden. Der Chromatinreichtum ist noch ein sehr großer. Das Plasmodium und die Kerne persistieren dann bis nahezu zur Reife des Pollens,

---

1) Ich bemerke hier ausdrücklich, daß auch alle weiter unten behandelten Spezies aus anderen Verwandtschaftsreihen entsprechend „mikrotechnisch" präpariert wurden.

um erst zu einer Zeit, in der die „generative Zelle“ sich in diesem ausbildet, Zeichen von Degeneration zu zeigen. Schließlich wird wegen des Wachstums der jungen Pollenkörner der Raum zwischen diesen immer enger, das Plasmodium erhält flockige Struktur, wird mitsamt den Kernen aufgebraucht und zur Zeit, in der der Pollen ganz reif ist, ist wieder keine Spur mehr von den Resten des Tapetenplasmas vorhanden. Ich bemerke noch, daß sich schon frühzeitig das gesamte Plasma von dem Ort, an dem es ursprünglich lokalisiert war, fortgezogen hatte (s. Textfig. 1 u. 2).

Etwas abweichend verhält sich die vierte der untersuchten Helobiae: *Alisma Plantago*. Denn hier sehen wir noch nach der Trennung der jungen Pollenkörner häufig die einzelnen Tapetenzellen als „projecting cells“ ins Lumen des Pollenfachs ragen, ohne ein zusammenhängendes Periplasmodium zu bilden (Textfig. 3). Auch wenn die Einwanderung weiter vorgeschritten ist, kann man die einzelnen Hautschichten gut voneinander trennen. Aber die Struktur des Plasmas und der Kerne weicht nicht von der der anderen Helobier ab. Speziell fiel mir der große Chromatinreichtum der Nuclei auf. Wir haben zwar keine ernährungsphysiologische Einheit in dem Plasmodium, sondern einzelne getrennte Plasmodien, aber, wenn wir nach morphologischen Merkmalen auf die Funktion schließen dürfen, kann kein wesentlicher Unterschied zwischen *Alisma* und den anderen bestehen[1]).

Die Frage, die wir sub 1) stellten, läßt sich danach für eine Reihe von (zu getrennten Untergruppen gerechneten) Gattungen ohne Vorbehalt bejahen. Der *Alisma*-Typus unterscheidet sich davon vielleicht nur, daß ein geschlossenes Periplasmodium fehlt.

Wie verhält es sich nun mit unserer zweiten Frage?

Von den Pandanales wählte ich als Beispiel *Sparganium ramosum*, und ich fand in ihm ein sehr interessantes „Zwischenglied“ zwischen Formen wie *Alisma* und den sonstigen Monokotylen mit „tapètes plasmodiaux“ außerhalb der Spathifloren, Helobier und Commelinaceen. Zunächst ist wieder zu sagen, daß die Tapeten-

---

1) Der Unterschied zwischen *Alisma* und *Butomus* ist aber nicht so erheblich, als es den Anschein haben könnte. Denn auch bei letzterer Pflanze sah ich, daß das Periplasmodium erst relativ spät einheitlich wird, während kurze Zeit vorher noch die getrennten Hautschichten im Pollenfach gut zu sehen waren. Und es ist möglich, daß ich für *Alisma* die Zwischenstadien zwischen der von mir skizzierten Fig. 3 und denen des annähernd reifen Pollens nur nicht in meinen Präparaten hatte. In den Kernstrukturen ist jedenfalls keine nennenswerte Differenz!

zellen noch zur Zeit, in der die Tetradenteilung vorgenommen wird, streng peripher liegen. Sie besitzen alle ihre Zellwände, ein Zusammenfließen mehrerer zu einem Syncythium ist wie bei *Alisma* nirgends zu beobachten. Fast jede Zelle, die übrigens schon zur Zeit der Synapsis der Pollenmutterzellen zweikernig war, hat jetzt vièr Nuclei. Die Tetraden der Pollenmutterzellen liegen in manchen

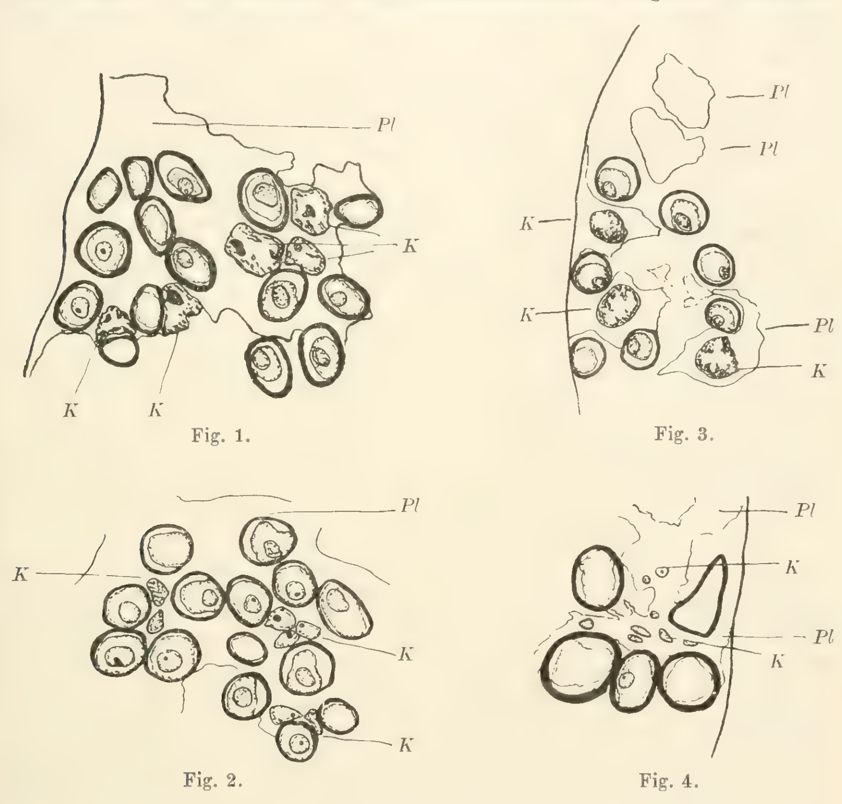


Fig. 1—4. Übersichtsbilder von den Tapetal-Plasmodien zur Zeit, in der der Pollen zwar schon seine Exine gebildet hat, aber noch nicht „reif" ist.

Fig. 1 von *Butomus umbellatus*. — Fig. 2 von *Potamogeton natans*. — Fig. 3 von *Alisma Plantago*. Fig 4 von *Sparganium ramosum*.

Bei *Pl* die Plasmodien, deren Grenzen nur angedeutet sind, bei *K* die Kerne der Plasmodien. Vergr. 390.

Antheren dicht zusammen, während in anderen die typischen Intercellularen dazwischen aufgetreten sind. Trotzdem sieht man in diese nirgends ein „Hineinfluten" eines Periplasmodiums. Das Plasma der Tapetenzellen ist bereits oft sehr vakuolig, die Kerne zeigen deutliche Senilität, sie färben sich kaum anders als das Plasma und heben sich infolge ihrer großen Chromatinarmut recht schwer

von diesem ab. Kurze Zeit darauf sehen wir, wie nun doch zwischen den voneinander bereits getrennten jungen Pollenkörnern sich die Plasmasubstanz aus dem Tapetum einfindet. Aber es handelt sich nicht nur um eine „verspätete und unvollständige“ Periplasmodiumbildung wie vielleicht bei *Alisma*, sondern wir haben allen Grund aus den morphologischen Bildern auf eine andere „Lebensfähigkeit“ zu schließen. Denn die Kerne zeigen hier keine der vorher für „drüsige Gewebe“ charakterisierten Chromatinstrukturen, sie sind vielmehr noch chromatinärmer geworden als vorhin und heben sich mit den gewöhnlichen Tinktionsmitteln noch schwerer vom Plasma ab (Textfig. 4, S. 73). Wenn dieses auch jetzt ziemlich lückenlos die Hohlräume zwischen dem jungen Pollen ausfüllt, so bemerkt man doch die trennenden Plasmawände, die vorher die einzelnen Zellen begrenzten. Die Zellulosemembranen sind gelöst, aber die Verschmelzung der Zellinhalte zu einem typischen Periplasmodium ist nicht mehr eingetreten. Das kennen wir nun freilich vom *Alisma*-Typ, bei *Sparganium* aber ist die Struktur des Plasmas sofort grob vakuolig, sie wird dann bald flockig und sehr kurze Zeit darauf (wenn man das Größerwerden der jungen Pollenkörner als Maßstab benutzt) ist es mitsamt den deformierten Nuclei resorbiert.

Wenn wir hier von einer Periplasmodiumbildung sprechen wollten, so ist jedenfalls daran festzuhalten, daß das Plasma senile chromatinarme Nuclei besitzt! — Es möchte nun von Interesse sein, auch andere Vertreter der Pandanales auf das Verhalten des Tapetums hin zu untersuchen und zu sehen, ob *Sparganium* sich für die Reihe „typisch“ verhält. Unsere Ausführungen können und sollen ja hier nur anregend und nicht erschöpfend sein, insbesondere auch nach der „ernährungsphysiologischen“ Richtung hin.

Wenden wir uns jetzt zu den Liliifloren. Hier möchte ich in erster Linie daran erinnern, daß bereits Strasburger (42) für *Iris* und Bonnet (2) für *Yucca*, die beide ganz besonders auf das Verhalten des Tapetums und eventueller Periplasmodien achteten, kein „Einwandern“ von Substanzen aus den Tapetenzellen zur Zeit der Archespor-Lockerung oder der Tetradenteilungen beschrieben haben. Auch die von Bonnet noch nebenbei studierten *Hemerocallis fulva* und *Asphodelus albus* schließen sich dem wohl an, wenigstens wird nicht erwähnt, daß sie sich anders verhalten. Trotzdem wird gerade für *Hemerocallis fulva* häufig von einer Plasmaeinwanderung ins Pollenfach gesprochen. Z. B. sagt Stras-

burger in seinem „Praktikum" (45), und wir finden den Satz auch in die neueste, nach seinem Tode von Koernicke besorgte Auflage unverändert übernommen, S. 588: „In nächst älteren Blütenknospen haben sich die Pollenmutterzellhäute aufgelöst, die jungen Pollenkörner liegen frei; die Tapetenzellen haben ihre Selbständigkeit größtenteils aufgegeben, ihr Inhalt ist zwischen die jungen Pollenkörner gedrungen". Ob sich dabei aber ein lebendes Periplasmodium ausbildet oder nicht, davon erfahren wir gar nichts. Bonnet will ja gerade für seine „tapêtes plasmodiaux" als charakteristisch anführen, daß hier die Tapetenzellen gegen das Ende ihres Lebens in (S. 609) „lambeaux" zerfielen, welche „émigrent entre les grains de pollen" und somit die „rôle nutritif ordinaire" aufwiesen. Und Coulter und Chamberlain (9), die doch wohl gerade eigene Beobachtungen an Liliifloren in ihrem Laboratorium häufig gemacht haben, erwähnen auch nur ganz allgemein S. 38: „At the end of the tetrad division the tapetal cells usually become disorganized."

Um zu einem eigenen Urteil zu gelangen, wählte ich noch zwei typische Liliifloren-Vertreter aus zwei verschiedenen Familien, nämlich die bereits von Wiegand (52) untersuchte Liliacee: *Convallaria majalis* und die Dioscoreacee *Tamus communis*. Das Resultat war wieder ganz eindeutig. Ein echtes Periplasmodium im Sinne der Helobiae und Commelinaceen fehlt hier vollständig.

Beide Spezies haben zur Zeit der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen noch völlig scharf abgegrenzte, zumeist zweikernig gewordene und streng peripher gelagerte Tapetenzellen. Diese sind sehr vakuolig und zeigen in Anordnung wie Struktur der Nuclei typische Degenerationstadien. Insbesondere fielen häufig große wie Ölkörper aussehende, bei vorgerückter Senilität öfter beobachtete Gebilde im Zellinnern auf. Beide Spezies zeigen dann weiterhin ganz übereinstimmend (s. Textfig. 5 für *Tamus*, S. 76), daß selbst längere Zeit nach der Isolierung der Pollenkörner sämtliches Tapetenzellplasma inklusive der Kerne an dem ursprünglichen Orte verblieben ist. Für *Tamus* habe ich einige Antheren gesehen, in denen dies selbst noch der Fall war, wenn bereits die Pollenkörner sich mit Plasma gleichmäßig dicht füllen und die ersten Stärkekörner, die ja so charakteristisch für ein gewisses Reifestadium sind (Tischler 49), auftreten. Die Hohlräume zwischen den Pollenkörnern sind entweder leer oder (gelegentlich sah ich es bei *Convallaria*) mit einer schleimigen Substanz erfüllt, die typisch verschieden von Plasma-

strukturen höchstens bei ganz unzureichender Fixierung und Färbung ein „Periplasmodium“ vortäuschen könnte. Da ich solche schleimige Substanz bei *Tamus* zufällig gar nicht, bei *Convallaria* wie gesagt gelegentlich, dagegen bei den studierten Bromeliaceen immer auf einem gewissen Altersstadium sah, wollen wir erst dann etwas ausführlicher darüber sprechen.

Die völlige, mit einer Strukturveränderung verbundene, ja häufig bis zum Verluste jeglicher Differenzierung im Innern führende Degeneration des Tapetums geht unzweifelhaft an der Peripherie des Pollenfaches vor sich. Wenn ganz spät das Zerbrechen des Tapetums und das Hineinfallen des Tapetenzellinhalts zwischen den



Fig. 5. Fig. 6.

Fig. 5 u. 6. Übersichtsbilder für das Verhalten der Tapetenzellen zur Zeit des nahezu reifen Pollens.

Fig. 5 von *Tamus communis*. — Fig. 6 von *Cryptanthus bivittatus*.

Bei *T* die peripher gelagerten Tapetenzellen. Die Pollenkörner von *Tamus* liegen frei in der Höhlung des Pollenfaches, während sie bei *Cryptanthus* in einen Schleim eingebettet sind. Vergr. 390.

reifenden Pollen stattfindet, liegt hier sicher ein rein passiver Vorgang vor. Kerne sind jetzt überhaupt kaum mehr zu unterscheiden. Von einem lebendigen Periplasmodium wird man keinesfalls mehr sprechen dürfen. —

Wir können uns jetzt nach Beantwortung der oben aufgeworfenen Frage, daß bisher wenigstens bei den Liliifloren keine den Commelinaceen analogen Erscheinungen im Verhalten des Tapetums bekannt sind, zu einer weiteren „systematischen“ Frage wenden. Nämlich, wir können uns fragen, ob die „Reihe“, in der Engler (12) die Commelinaceen mit einigen anderen Familien vereinigt, die Reihe der „Farinosae“, in bezug auf die Periplasmodium-

bildung einheitlich ist. Eine Entscheidung wäre in unserem Fall von besonderem Interesse, da manche Autoren bereits auf die „Künstlichkeit“ dieser Verwandtschaftskonstruktion hingewiesen haben.

Die Eriocaulaceen und Pontederiaceen hat Smith (39, 40), allerdings höchst flüchtig, cytologisch studiert. Für erstere findet sich gar nur der Satz (40, S. 282): „The pollen mother cells of each sporangium are in a single row, surrounded completely by a tapetum, and externally by two or sometimes three cell layers.“ Weiter ist über das Verhalten des Tapetums gar nichts gesagt. Nicht viel mehr hören wir über die Pontederiaceen *Eichhornia crassipes* und *Pontederia cordata* (39, S. 324 für erstere): „The tapetum is a distinct layer of small cells closely adherent to the spore mother cells, and often wedged in among them.“ Die letzten von mir gesperrten Worte veranlaßten schon Coulter und Chamberlain (9, S. 37) zu einem eventuell anzunehmenden Vergleich mit den oben zitierten Araceen. Aber auch das ist alles höchstens knapp angedeutet. Erneute cytologische Arbeit wird nötig sein, um nochmalige genaue Prüfung des Verhaltens der Tapetenzellen herbeizuführen.

Die Xyridaceen stimmen nach Weinzieher (51) sicher nicht mit den Commelinaceen überein. Wir lesen hier auf S. 398: „Während der Entwicklung der Tetraden vergrößern sich die Tapetenzellen noch mehr. Sie verlieren ihre regelmäßige Form und einzelne derselben greifen etwas in den Antherenraum hinein. Während der endgültigen Ausbildung der Pollenkörner werden die Tapetenzellen mehr und mehr resorbiert, so daß die Vermutung, daß ihre Substanz zum Aufbau der Pollenkörner, speziell ihrer Exine verwendet werde, auch mir begründet erscheint. Ein Periplasmodium, d. h. eine Verschmelzung des Plasmas der Tapetenzellen, konnte ich nie beobachten; die Zellen bewahren ihre Individualität.“

Ich selbst habe zwei Bromeliaceen-Species auf die Tapetenzellen hin genauer untersucht, nämlich *Cryptanthus bivittatus* und *C. acaulis.* Auch diese verhalten sich sicher anders als die Commelinaceen. Zu der Zeit, in der die Pollenmutterzellen sich in Tetradenteilung befinden, sind alle Tapetenzellen durch Zellwände noch sehr deutlich abgegrenzt; die Zahl der Kerne beträgt 1—2. In späteren Stadien lassen sich Zellulosewände nicht mehr überall nachweisen, doch müssen zwischen den Einzelzellen noch getrennte

Hautschichten vorhanden sein, wie die winzigen bei der Fixierung entstandenen Zwischenräume zwischen ihnen beweisen. Nach innen zu sind die Tapetenzellen nicht mehr durchweg scharf begrenzt, doch liegt auch in einem Entwicklungsstadium der Anthere, das bereits ziemlich große Pollenkörner birgt, der gesamte Tapetenzell-Inhalt streng peripher. Eine überall markierte Begrenzung der einzelnen Tapetenzellen gegeneinander läßt sich nicht mehr nachweisen. Ein geschlossenes Periplasmodium fehlt aber ganz sicher. Die Kerne sind recht chromatinarm, das Plasma sehr vakuolig. Ganz besonders auffallend sind die mächtigen schleimigen Massen, in denen die Pollenkörner eingebettet liegen (Textfig. 6, S. 76). Mit dem Plasma des Tapetum haben sie direkt nichts zu tun, höchstens könnten sie ihre Entstehung auf seine Tätigkeit zurückführen. Die Schleimmassen erwähnten wir oben bereits für ein bestimmtes Stadium bei *Convallaria*. Bei *Cryptanthus* dauern sie offenbar sehr lange an, ich sah sie immer noch, selbst wenn die jungen Pollenkörner sich mit Plasma angefüllt hatten oder die generative Zelle gebildet war. Zur Zeit der Reife des Pollens sind sie dann resorbiert. Gegen das Ende der Pollenentwicklung hin hat sich nun auch das inzwischen völlig degenerierte und mit Farbstoffen sich annähernd homogen färbende Tapetumplasma, in dem besondere Kerne kaum mehr zu unterscheiden sind, in die Höhlung des Pollenfaches begeben. Durch Hämatoxylinfärbung waren beide, ungefärbt vielleicht eine gewisse Ähnlichkeit besitzenden Massen deutlich zu sondern. Denn nur das Tapetumplasma speichert das Hämatoxylin ziemlich stark, der Schleim des Pollenfaches sehr wenig. Kerne fehlen letzterem selbstverständlich durchaus, und dies Kriterium erlaubt mit absoluter Sicherheit auch ungefärbt zu entscheiden, ob wir in irgend einem zweifelhaften Falle es mit einem echten Periplasmodium zu tun haben oder mit etwas anderem. Ich glaube, daß manche älteren Angaben über Periplasmodien auf solche Schleime zurückzuführen sind. Schwieriger ist eine Entscheidung darüber, wie wir uns diese entstanden denken müssen. Wir erwähnten ja bereits, daß die Möglichkeit besteht, das Tapetenzell-Plasma als „drüsiges Gewebe" könnte den Schleim sezerniert haben. Zu denken wäre auch an eine Verschleimung der Substanzen der alten Pollenmutterzellmembran. Ersteres ist mir aber doch immer noch wahrscheinlicher. Etwas ganz Ähnliches scheint Hannig für die Massulae von *Azolla* (20, S. 254 ff.) beschrieben zu haben. Strasburger hatte auch hier ein „Einwandern"

von Cytoplasma angenommen, ja sogar Kerne darin zu sehen geglaubt. Hannig zeigte darauf, daß es sich nur um kolloidale Eiweißgerinnsel handeln dürfte, die „in gelöster Form (v. m. gesp.) durch die Wand der Massulavakuole diffundieren, zumal in dem Maße, als die Vakuolen sich vergrößern, das Periplasma außerhalb der Vakuolen verschwindet". Auch die weitere Strukturen-Umformung innerhalb der Massula-„Zwischenmasse" zeigt ganz typische Unterschiede gegenüber der Struktur des Plasmas (s. auch Fitting (14, S. 134, 147 ff.) für *Isoetes* und *Selaginella*). Ganz das gleiche können wir in unserem Falle bei den Bromeliaceen und *Convallaria* beobachten. Eine ausführlichere Behandlung des Problems lag außerhalb unserer gegenwärtigen Aufgabe, die ja in erster Linie die war, Vergleiche mit dem Verhalten der Commelinaceen vorzunehmen.

Damit können wir unsere „Stichproben" aus den Reihen der Monocotylen schließen. Wir haben gesehen, daß vorläufig die Spathiflorae (Araceen und Lemnaceen), die Helobiae und die Commelinaceen in der Tat isoliert bleiben, wenn auch z. B. *Alisma* sich etwas von den anderen unterscheidet und in gewisser Beziehung bei dem den Pandanales zugerechneten *Sparganium* sich etwas Vergleichbares vorfindet. Ist nun wirklich durch dies so eigenartige „Merkmal" eine natürliche Verwandtschaft zum Ausdruck gebracht? Das mögen Berufenere entscheiden. Mir ist es schon jetzt wahrscheinlich, daß die Ausbildung eines Periplasmodiums systematisch brauchbar ist. Jedenfalls darf ich in diesem Zusammenhange darauf aufmerksam machen, daß kein geringerer als Delpino (10) *Zostera* eine dem Leben im Meerwasser angepaßte Aroidee nennt und daß wir ja allgemein wissen, wie *Pistia* und *Lemna* durch den Aufenthalt im Wasser „Helobiae-Habitus" angenommen haben. Was andererseits die Stellung der Commelinaceen anlangt, so lesen wir schon bei Lotsy (23, S. 693), daß es nicht außer dem Bereich der Möglichkeit liegt, sie mit den Alismataceen zu verknüpfen. Und manche anderen Merkmale dieser interessanten Familie zeigen die Isolierung von den übrigen „Farinosae" oder gar den Liliifloren. Bereits seit den Tagen de Barys ist z. B. wiederholt auf den abweichenden Verlauf der Gefäßbündel hingewiesen worden (Literatur s. bei Caro, 7).

Zum Schluß unserer Abhandlung sei es uns gestattet, noch mit ein paar Worten auf das Verhalten der Dikotylen einzugehen. Aus leicht begreiflichen Gründen müssen wir uns hier

ganz besondere Reserve auferlegen. Denn ein systematisches Durchnehmen der einzelnen Angaben über das Tapetum innerhalb der verschiedenen „Reihen“ würde uns von unserem Ausgangspunkt doch gar zu sehr entfernen und zudem die eigenen Untersuchungen ins Uferlose anschwellen lassen. Nur die Frage sei also hier gestattet, ob denn überhaupt irgendwo bisher ein typisches „kernreiches“ Periplasmodium beschrieben ist. Die meisten werden geneigt sein, ohne weiteres die Frage zu bejahen, besonders wenn sie an Strasburgers oben zitierte Abhandlungen denken. Und doch decken sich, soweit mir bekannt ist, nirgends die Verhältnisse auch nur einigermaßen mit der von uns soeben „isolierten“ Gruppe. Aus der letzten Zeit nenne ich zunächst eine Arbeit von Lubimenko und Maige (24) über *Nymphaea* und *Nuphar*. Hier schienen mir nach der Beschreibung die Dinge am ähnlichsten wie bei den Helobiae, Commelinaceen usw. zu liegen. Man urteile selbst (S. 451). Die jungen Pollenkörner hätten sich bei *Nymphaea* schon voneinander getrennt und doch seien die Tapetenzellen intakt (das würde allerdings einen Unterschied gegenüber den meisten Angehörigen unserer Gruppe bedeuten, aber *Alisma* könnte ja den „Übergang“ liefern); nun verdicke sich die Exine: „En même temps se produit la dissolution des membranes des cellules nourricières. Ce dernier phénomène commence par la partie de la membrane qui regarde la cavité du sac pollinique, pour se propager ensuite du côté opposé. Ces deux faits conduisent à penser que la substance chimique qui provoque la dissolution des membranes des cellules mères produit le même effet sur les parois des cellules voisines les plus proches. Après la dissolution des membranes qui regardent la cavité du sac pollinique, le cytoplasme des cellules nourricières se déverse plus ou moins dans cette cavité et enveloppe les jeunes grains de pollen, dont les parois se recouvrent extérieurement de granulations de plus en plus nombreuses et s'épaississent rapidement.“ Die Autoren glauben, und das ist nach unseren sonstigen Kenntnissen nicht sehr wahrscheinlich, daß sich diese Körnelungen einfach als Verdickungen auf der Exine festsetzen. „Un peu plus tard, les grains de pollen se séparent complètement, et sont isolés au milieu du sac pollinique et entourés de toutes parts par le cytoplasme des cellules nourricières.“ Bei *Nuphar luteum* (S. 453) geht die Lösung der Tapetenzellen etwas langsamer als bei *Nymphaea alba* vor sich, aber schließlich bildet sich das Plasmodium in gleicher Weise aus. Danach mußte ich

annehmen, daß sich ein echtes Periplasmodium bei den Nymphaeaceen findet, und es interessierte mich diese Angabe besonders im Hinblick auf die von manchen Seiten als möglich hingestellte phylogenetische Verwandtschaft der Familie mit den Helobiae. Bei der theoretischen Wichtigkeit des Gegenstandes und nach Kenntnis der Dinge bei den Bromeliaceen usw. hielt ich es aber für nützlich, auch selbst eine *Nymphaea* cytologisch zu studieren.

Leider habe ich nicht alle wünschenswerten Stadien in meinen Präparaten erhalten und eine definitive Entscheidung kann ich nicht treffen. Folgende Punkte konnte ich aber sicherstellen. Einmal ist eine schleimige Masse in der Tat zwischen den jungen Pollenkörnern vorhanden, ich konnte aber niemals Kerne in ihr nachweisen[1]). Die Masse hat eine andere Struktur als das Tapetenzellplasma. Besonders schwerwiegend ist aber die Tatsache, daß immer noch am Rande ein degeneriertes Tapetum vorhanden ist, in dem man auch noch die homogen gewordenen gleichfalls degenerierten Kerne sehen kann. Wenn also, wie Lubimenko und Maige annehmen, der Schleim auf das Plasma des Tapetums zurückzuführen sein sollte, so ist keinesfalls der ganze Tapetuminhalt dabei beteiligt. Von einem Periplasmodium als „lebender Einheit", das allmählich zwischen die sich lockernden Pollenmutterzellen einwandert, oder auch nur von mehreren isolierten Einheiten, wie bei *Alisma*, dürfen wir hier wieder sicher nicht sprechen. Zweitens bemerkte ich, daß selbst in ganz alten Entwicklungsstadien, in denen die Pollenkörner schon nahezu reif sind und der „Schleim" größtenteils resorbiert ist, immer noch einige Reste des kaum mehr als Sondergewebe kenntlichen Tapetum peripher gelagert waren. Wir erinnern uns, daß bei den Commelinaceen und Helobiern dagegen schon frühzeitig an der Peripherie eine freie Zone zustande kam, da aus ihr sich alles Plasma entfernte und die Zellulosewände bereits früher aufgelöst waren. — Wie bei den Pandanales würde vielleicht bei den Nymphaeaceen ein vertiefteres Studium interessante Übergänge im Verhalten des Tapetums zutage fördern.

Für die mit den Nymphaeaceen in verwandtschaftliche Beziehungen gebrachten Ceratophyllaceen dürfen wir gleichfalls

---

1) Lubimenko und Maige bilden in Fig. 58 einen solchen Kern neben einigen Pollenkörnern ab. Ich kann nach meinen Präparaten nicht glauben, daß das eine regelmäßige Erscheinung ist.

kein echtes Periplasmodium annehmen, denn Strasburger (44, S. 492) schreibt hier ausdrücklich: „Erst nach vollzogener Teilung in den Pollenzellen beginnt die aus ziemlich flachen, doch inhaltsreichen Zellen gebildete Tapetenschicht zu schwinden, dann runden sich die Pollenkörner gegeneinander ab, wobei sich nachweisen läßt, daß die zarten, zwischen ihnen vorhandenen Pollenmutterzellwände verquellen.“ Und etwas später (S. 495) heißt es: „Nach der Resorption der Tapetenschicht wird die nächst äußere, inhaltsarme stark gedehnte Zellenschicht ganz zerquetscht.“

Ein Literaturzitat von Hannig (20, S. 359) ließ mich weiterhin erwarten, daß bei gewissen Compositen eine echte Periplasmodiumbildung sich findet. Wenigstens ist Hannig geneigt, das von Merrell (25) untersuchte *Silphium* direkt mit den Araceen zu vergleichen. Und in der Tat beschreibt dieser Autor die einschlägigen Stadien folgendermaßen S. 112: „While these changes have taking place (scil. die jungen Pollenkörner sich voneinander getrennt haben) the tapetum and middle layer have been disorganizing. In this way a plasma is formed which gradually distributes itself among the pollen grains. The nuclei of the disorganized cells are visible for quite a long time. This plasma finally collects around the spores and is at last encrusted upon them as a sheath, exactly comparable to the perinium of a pteridophyte spore.“ Abgesehen von dem letzten Vergleich mit dem Perinium kann ich Merrells Angaben für *Silphium perfoliatum*, das ich entsprechend fixiert und gefärbt hatte, nur bestätigen. In der Tat findet sich ein kernreiches Plasma in einem bestimmten allerdings sehr kurz dauernden Stadium zwischen dem jungen Pollen. Der Unterschied gegenüber den untersuchten Commelinaceen und den meisten Helobiern ist aber wieder der, daß hier zur Zeit der Tetradenteilung das Tapetum noch streng peripher liegt, und nach Bildung des jungen Pollens niemals in einem Periplasmodium ein ernährungsphysiologisch tätiges Syncythium geschaffen wird. Stets kann man noch mehrfach die getrennten Protoplasten mit ihren gesonderten Hautschichten nachweisen, auch wenn die Tapetenzellen „eingewandert“ sind. Daß daneben stellenweise Vereinigungen der Zellen vorkommen, leugne ich keineswegs. *Silphium* dürfte etwa ungefähr mit *Sparganium* direkt verglichen werden können. Wichtig ist in diesem Zusammenhange wieder vor allem, daß die Kerne in dieser Plasmasubstanz nie Strukturen zeigen, die auf irgend eine „Aktivität“ schließen lassen. Die Nuclei sind vielmehr

meist sehr chromatinarm und oft schwer vom Plasma färberisch zu trennen. Dieses Merkmal scheidet den *Silphium*- sehr scharf von unserem *Alisma*-Typus. Daß nicht auf einem bestimmten Altersstadium notwendig die gesamten Tapetenzellen von der Peripherie verschwunden zu sein brauchen, wie das doch bei den untersuchten periplasmodiumführenden Monokotylen durchweg der Fall war, lehrten mich einige Präparate, in denen selbst stellenweise das Tapetum noch außen im Pollenfach persistierte, nachdem an den jungen Pollenkörnern die Exine schon ganz beträchtliche Vorsprünge besaß (Textfig. 7). In Textfig. 7b sind zufällig zwei Tapetalkerne aufgefunden, die gegen die Regel ihren Chromatinreichtum bewahrt hatten.

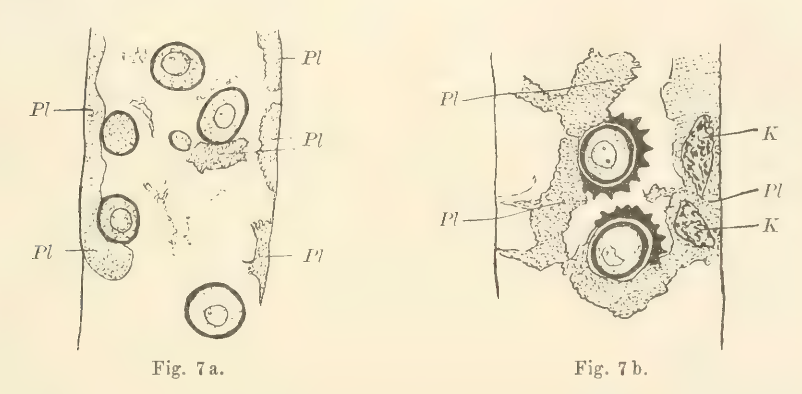


Fig. 7a. Fig. 7b.

Fig. 7a u. 7b. Übersichtsbild für das Verhalten des Tapetums zur Zeit des nahezu reifen Pollens bei *Silphium laciniatum*.

Bei *Pl* die „Plasmodien"; diese liegen aber noch zum großen Teil peripher und sind stellenweise nur in Fetzen zwischen dem Pollen gelagert. Kerne sind in Fig. 7a nicht mehr zu unterscheiden, in Fig. 7b bei *K* zwei noch deutlich zu sehen. Vergr. 390.

Ähnlich scheinen sich auch die von Strasburger (42, 43) erwähnten anderen Dikotylen zu verhalten. Es würde mich nicht wundern, wenn gelegentlich einmal auch das Tapetum sich so früh von der Wand löste, daß ein wirkliches Periplasmodium zustande käme. Beschrieben ist vorläufig noch kein solcher Fall und aus eigener Erfahrung kenne ich auch keinen. Vielleicht gibt diese Veröffentlichung den Fachgenossen eine Anregung, Gelegenheitsbeobachtungen in dieser Richtung an anderen studierten Gattungen weiter zu verfolgen, denn man darf nicht vergessen, daß viele wohl glauben, die Periplasmodiumbildung wäre ein sehr häufig zu beobachtender Vorgang und darum sei es unnötig, diesbezügliche Beschreibungen zu geben. Jedenfalls möchte ich nachdrücklich betonen, daß, auch

wenn bei Dikotylen Ansätze zu einer Periplasmodiumbildung oder diese selbst gefunden sind, doch die entsprechenden Beobachtungen an den Monokotylen für die Systematik ihren Wert behalten könnten, falls sie nur erst beträchtlich erweitert und vertieft sein werden. Denn Parallelentwicklungen sind ja in den verschiedenen voneinander unabhängigen Verwandtschaftskreisen der Blütenpflanzen auch sonst sehr häufig. Ich erinnere da z. B. an eine jüngst erschienene Abhandlung von Samuelsson (36). Der schwedische Autor macht darauf aufmerksam, daß sich bei Magnoliaceen, Anonaceen, Aristolochiaceen, Rafflesiaceen, Ceratophyllaceen und Nymphaeaceen ein Typus der Pollenentwicklung vorfindet, der an den der Monokotylen erinnert, daß aber daneben ganz ähnliches sich auch bei Asclepiadaceen und Apocynaceen zeigt. Trotzdem steht er nicht an, und meines Erachtens mit Recht, das Merkmal für die ersteren Familien als Indizium systematischer Verwandtschaft untereinander zu verwerten.

Ein phylogenetisches System soll auf alle Merkmale acht geben, soweit sie als „Organisationsmerkmale“ zu gelten haben. Selbst die neueren Versuche, die, namentlich von Mez und seinen Schülern (26) unternommen, so glänzende Resultate zu versprechen scheinen, ein System auf „physiologischer“ Grundlage zu schaffen, dürfen nicht darüber hinweg täuschen, daß dieses System nur dann ein „natürliches“ sein könnte, wenn es im wesentlichen die von Morphologen aufgestellten Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der einzelnen Reihen bestätigen würde. Das hat ja auch Mez mit aller Klarheit ausgesprochen. Morphologie und Physiologie müssen eben zusammenarbeiten. Und wenn wir sehen, daß ein bestimmtes morphologisches „Merkmal“ wie die Periplasmodiumbildung, die im allgemeinen in typischer Form sich selten zu finden scheint, bei gewissen auch sonst schon als zusammengehörig erkannten Familien sich konstant oder doch in sehr vielen ihrer Vertreter zeigt, so haben wir wohl ein Recht, auf eben dieses „Merkmal“ die Systematiker aufmerksam zu machen.

Résumé.

1. Im Gegensatz zu der weit verbreiteten Anschauung, daß das „Einwandern“ des Inhaltes der Tapetenzellen zwischen die Mikrosporen der Angiospermen oder deren Mutterzellen mit echter „Periplasmodiumbildung“ direkt zu identifizieren ist, wird gezeigt, daß

von einer solchen nach den vorliegenden Literaturangaben nur bei Vertretern der Spathiflorae *(Arum, Dieffenbachia, Symplocarpus, Peltandra, Lemna)* und Helobiae *(Zannichellia, Ruppia, Zostera, Lilaea)* gesprochen werden darf.

2. Neu hinzugefügt wird als Beispiel für Pflanzenfamilien mit Periplasmodiumbildung die Familie der Commelinaceen, von der *Commelina coelestis*, *Tradescantia fluminensis* und *virginica* sowie *Rhoeo discolor* cytologisch eingehend untersucht wurden.

3. Bei den genannten Spezies werden bereits während der Synapsis der Pollenmutterzellkerne die Wände der Tapetenzellen gelöst; während der Tetradenteilung erfolgt das Einwandern ihres Inhalts ins Pollenfach unter Bildung eines Plasmodiums, das eine morphologische und ernährungsphysiologische Einheit darstellt. Die Kerne dieses Plasmodiums erfahren dabei starke Veränderungen in Form und Struktur, die auf Stoffwechselvorgänge schließen lassen, wie wir sie für „drüsige“ Gewebe annehmen. Eine Vermehrung der Nuclei dürfte nicht mehr vorgenommen werden, eine Fusion zweier zu einem nur ausnahmsweise vorkommen. Das fertige Plasmodium, das den Zwischenraum zwischen den jungen Pollenkörnern lückenlos ausfüllt, hat in seinem Plasma gegen vorher ein etwas verändertes Aussehen. Auch die Nuclei haben jetzt die Struktur von „Ruhekernen“ angenommen. Mit dem weiteren Wachstum der Pollenkörner geht eine allmähliche Resorption des Plasmodiums Hand in Hand. In den reifen Antheren sieht man keine Spur mehr davon.

4. Demgegenüber weisen die übrigen Pflanzen mit „tapètes plasmodiaux“ (Bonnet) Vorgänge auf, die auf aktive Lebensäußerungen kaum zurückgeführt werden können. Das Plasma aus den an der Peripherie des Pollenfaches „degenerierenden“ Tapetenzellen gelangt zwar auch zwischen die Pollenkörner, aber sehr spät und unregelmäßig. Die Kerne zeigen selbst in den wenigen Fällen, in denen sie noch als morphologische Einheiten unterscheidbar sind, Zeichen von Verfall. Die starke Chromatinarmut läßt sie z. B. meist (durchaus nicht immer!) vom Plasma tinktionell sich nicht mehr unterscheiden. Das war besonders gut an der Composite *Silphium perfoliatum* zu sehen.

5. Von den untersuchten Helobiern verhalten sich *Aponogeton distachyus*, *Butomus umbellatus* und *Potamogeton natans* wie die oben aus der Literatur angeführten Gattungen: d. h. sie haben ein typisches kernreiches einheitliches Periplasmodium. Bei

Alisma Plantago scheint es dazu nicht zu kommen, denn auch zur Zeit, in der die jungen Pollenkörner bereits fertig sind, ließen sich die Plasmainhalte der einzelnen Tapetenzellen noch als gesonderte Zellen unterscheiden. Doch sprechen die in den Einzelplasmodien vorhandenen chromatinreichen Kerne, deren Struktur ganz denen der übrigen Helobier gleicht, für einen nahen Anschluß dieser etwas abweichenden Gattung an die anderen Helobier.

6. *Sparganium ramosum* besitzt gleichfalls Plasmamassen zwischen den Pollenkörnern, die aus dem Tapetum herstammen. Aber die Kerne zeigen keine Anzeichen einer besonderen Aktivität. Schon vor dem Einwandern verraten sie vielmehr alle Merkmale einer Degeneration. Die genannte Typhacee kann vielleicht ein Zwischenglied zwischen den Helobiern und Commelinaceen einerseits, den übrigen Arten mit „tapètes plamodiaux“ andererseits darstellen.

7. Den weiterhin untersuchten Liliifloren *Convallaria majalis* und *Tamus communis* wie den Bromeliaceen *Cryptanthus acaulis* und *bivittatus* fehlt ein Periplasmodium völlig. Dafür findet sich vielfach zu einer bestimmten Zeit ein (färberisch leicht von dem Plasma zu trennender) Schleim im Pollenfach, der vielleicht durch die Tätigkeit des peripher bleibenden Tapetums gebildet wird. Auch er wird schließlich resorbiert.

8. Ähnlich verhält sich *Nymphaea alba.* Auch hier war die Schleimmasse, in der die jungen Pollenkörner eingebettet werden, von dem Plasma des Tapetums deutlich zu unterscheiden.

9. Das Merkmal der Periplasmodiumbildung läßt sich aller Wahrscheinlichkeit nach, zum mindesten für die Monokotylen, systematisch verwerten. Natürlich müßten zuvor die Beobachtungen noch wesentlich erweitert werden.

Braunschweig. Botanisches Institut der technischen Hochschule

den 20. Juli 1914.

Literatur-Verzeichnis.

1. Bonnet, J., L'ergastoplasma chez les végétaux. Anat. Anzeiger, Bd. 39, S. 67—91, 7 Fig., 1911.
2. — —, Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen, chez les Angiospermes. Archiv f. Zellforschung, Bd. 7, S. 604—722, Taf. 39—45, 17 Fig., 1912.
3. Caldwell, Otis W., On the life-history of *Lemna minor*. Bot. Gaz., vol. 27, p. 37—66, 59 Fig., 1899.
4. Campbell, D. H., A morphological study of *Naias* and *Zannichellia*. Proc. California Acad. of scienc., III. ser. Bot., vol. I, p. 1—61, pl. 1—5, 1897.
5. — —, The development of the flower and embryo in *Lilaea subulata* H. B. K. Annals of Bot., vol. 12, p. 1—28, pl. 1—3, 1898.
6. — —, Studies in the Araceae. Annals of Bot., vol. 14, p. 1—25, pl. 1—3, 1900.
7. Caro, H., Beiträge zur Anatomie der Commelinaceen. (Dissertation Heidelberg.) 86 S., 1 Taf., Berlin 1903.
8. Clark, J., Beiträge zur Morphologie der Commelinaceen. Flora, Bd. 93, S. 483 bis 513, 31 Fig., 1904.
9. Coulter, J. M. und Chamberlain, Ch. J., Morphology of Angiosperms, 348 p., 113 Fig., New York und London 1903.
10. Delpino, F., Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della Soc. Ital. delle sc. nat. Milano, vol. 11—13 (II, 1, p. 177), 1868—1874. — Zit. in v. Kirchner, Löw u. Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, S. 527, Stuttgart 1908.
11. Duggar, B. M., Studies in the development of the pollen grain in *Symplocarpus foetidus* and *Peltandra undulata*. Bot. Gaz., vol. 29, p. 81—98, pl. 1—2, 1900.
12. Engler, A., Syllabus der Pflanzenfamilien, 7. Aufl. (mit Unterstützung von E. Gilg), 387 S., 457 Fig., Berlin 1912.
13. Ernst, A., Fortpflanzung der Angiospermen. Handwörterb. d. Naturwissensch., Bd. 4, S. 242—261, 20 Fig., 1913.
14. Fitting, H., Bau und Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella* und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Zeitung, Bd. 58, Abt. 1, S. 107—165, Taf. 5—6, 1900.
15. v. Goebel, K., Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen, 838 S., 539 Fig., Jena 1898—1901.
16. Golinski, St. J., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Andröceums und des Gynäceums der Gräser. Bot. Centralbl., Bd. 55, S. 1—17, 65—72, 129—135, Taf. 1—3, 1893.
17. Gow, J. E., Morphology of *Spathyema foetida*. Bot. Gaz., vol. 43, p. 131—136, 7 Fig., 1907.
18. Gräper, L., Eine neue Anschauung über physiologische Zellausschaltung. Archiv f. Zellforsch., Bd. 12, S. 373—394, Taf. 29, 3 Fig., 1914.
19. Guignard, L., Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux. Ann. sc. nat. Bot., VI. sér., t. 20, p. 310—372, pl. 15—18, 1885.
20. Hannig, E., Über die Bedeutung der Periplasmodien I—III. Flora, Bd. 102, S. 209—278 u. 335—382, Taf. 13—14, 24 + 3 Fig., 1911.

21. Hannig, E., Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinen nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. Flora, Bd. 103, S. 321 bis 346, 8 Fig., 1911.

22. v. Kirchner, O., Blumen und Insekten, 436 S., 2 Taf., 159 Fig., Leipzig und Berlin 1911.

23. Lotsy, J. P., Botanische Stammesgeschichte, Bd. 3, 1055 S., 661 Fig., Jena 1911.

24. Lubimenko, W. und Maige, A., Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les Nymphéacées. Revue génér. de Botanique, t. 19, p. 401—425, 433—458, 474—505, pl. 1—5, 1907.

25. Merrell, W. D., A contribution to the life history of *Silphium*. Bot. Gaz., vol. 29, p. 99—133, pl. 3—10, 1900.

26. Mez, C. und Gohlke, K., Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen. Cohns Beitr. Biol. d. Pfl., Bd. 12, S. 155 bis 180, 2 Fig., 1913.

27. Murbeck, Sv., Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 36, Nr. 5, 21 S., 3 Taf., 1902.

28. v. Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 822 S., 36 Fig., München und Leipzig 1884.

29. Nawaschin, S., Über eine Art der Chromatindiminution bei *Tradescantia virginica* (V. M.). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 29, S. 437—449, Taf. 16, 1911.

30. Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, 532 S., 5 Taf., 119 Fig., Berlin 1910.

31. Picard, M., A bibliography of works on meiosis and somatic mitosis in Angiosperms. Bull. Torrey bot. Club., vol. 40, p. 575—590, 1913.

32. Richter, O., Zur Physiologie der Diatomeen. II. Mitteil. Die Biologie der *Nitzschia putrida* Benecke. Denkschr. d. math.-nat. Kl. d. Akad. d. Wiss. z. Wien, Bd. 84, S. 657—772, 4 Taf., 6 Fig., 9 Tab., 1909.

33. Rosenberg, O., Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* (Dissertation Bonn), 126 S., 2 Taf., Upsala 1899.

34. — —, Über die Embryologie von *Zostera marina* L. Bihang K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 27, Afd. 3, Nr. 6, 24 S., 2 Taf., 6 Fig., 1901.

35. — —, Über die Pollenbildung von *Zostera*, 21 S., 9 Fig., Upsala 1901.

36. Samuelsson, G., Über die Pollenentwicklung von *Anona* und *Aristolochia* und ihre systematische Bedeutung. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 8, S. 181—189, 3 Fig., 1914.

37. Schaffner, J. H., Contribution to the life history of *Sagittaria variabilis*. Bot. Gaz., vol. 23, p. 252—273, pl. 20—26, 1897.

38. — —, The development of the stamens and carpels of *Typha latifolia*. Bot. Gaz., vol. 24, p. 93—102, pl. 4—6, 1897.

39. Smith, Wilson R., A contribution to the life history of the Pontederiaceae. Bot. Gaz., vol. 25, p. 324—337, pl. 19—20, 1898.

40. — —, The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare*. Bot. Gaz., vol. 49, p. 281—289, pl. 19—20, 1910.

41. Stout, A. B., The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*. Archiv f. Zellforsch., Bd. 9, S. 114—140, pl. 11—12, 1913.

42. Strasburger, E., Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 264 S., 8 Taf., Jena 1882.

43. — —, Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. Histol. Beitr., Heft 2, 186 S., 4 Taf., Jena 1889.

44. Strasburger, E., Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, S. 477 bis 526, Taf. 9—11, 1902.

45. — —, Das botanische Praktikum, 5. Aufl. (bearbeitet von E. Strasburger und M. Körnicke), 860 S., 246 Fig., Jena 1913.

46. Tischler, G., Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, S. 545—578, Taf. 15, 1906.

47. — —, Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24, S. 83—96, Taf. 7, 1906.

48. — —, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv f. Zellforsch., Bd. 1, S. 33 bis 151, 120 Fig., 1908.

49. — —, Untersuchungen über den Stärkegehalt des Pollens tropischer Gewächse. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, S. 219—242, 1910.

50. — —, Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. Archiv f. Zellforsch., Bd. 5, S. 622—670, Taf. 30—31, 4 Fig., 1910.

51. Weinzieher, S., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. Flora, Bd. 106, S. 393—432, Taf. 6—7, 10 Fig., 1914.

52. Wiegand, K. M., The development of the microsporangium and microspores in *Convallaria* and *Potamogeton*. Bot. Gaz., vol. 28, p. 328—359, pl. 24—25, 1899.

53. Wirz, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila spec.* und von *Epirrhizanthes elongata* Bl. Flora, Bd. 101, S. 395—446, Taf. 4, 22 Fig., 1910.

54. Wylie, R. B., The morphology of *Elodea canadensis*. Bot. Gaz., vol. 37, p. 1 bis 22, pl. 1—4, 1904.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Die Fig. 1, 5 und 9 sind bei Vergr. 520, die übrigen bei Vergr. 1200 gezeichnet (Leitz Apochromat 4 mm resp. Winkel $^1/_{14}$ Öl-Immers. Leitz C.-Ok. 6). Alle Figuren betreffen *Commelina coelestis*.

Fig. 1. Erste Anlage der Tapetenzellen *(T)* in der jungen Anthere. *E* bedeutet Epidermis, *Zw* die „Zwischenzellen", die nachher durch weitere tangentiale Teilungen die Zellen der Antherenwand liefern werden, *A* die Mutterzellen des Archespors.

Fig. 2—4. Tapetenzellnuclei zur Zeit der Prophasen der Pollen-Mutterzellen; in Fig. 3 eine 2kernige Tapetenzelle.

Fig. 5. Übersichtsbild. Schnitt durch ein ganzes Pollenfach zur gleichen Zeit. An einzelnen Stellen ist die Tapetenzellschicht 2reihig geworden. Die Zahl der Nucleolen in den Nuclei wechselt stark.

Fig. 6. Einzelne 2kernig gewordene Tapetenzellen beginnen „plasmodiale Vorsprünge" nach dem Innenraum zu treiben. Hier zwei Pollen-Mutterzellkerne im Pachynema-Stadium.

Fig. 7. Die Fusion mehrerer Tapetenzellen zu einem Plasmodium ist vollzogen. Nur an einer Seite liegen noch zwei deutlich durch Zellwände abgetrennte Zellen. Die Kerne haben gegen vorher starke Umänderungen in Form und Struktur erfahren.

Fig. 8. Ungefähr das gleiche Altersstudium wie in Fig. 7. Die Pollen-Mutterzellen haben ihre Tetradenteilung vollendet. Das kernhaltige Periplasmodium schiebt sich zwischen die isolierten Pollenmutterzellen vor.

Fig. 9. Übersichtsbild. Das Periplasmodium hat alle Hohlräume zwischen den jungen, voneinander ganz isolierten Pollenkörnern völlig ausgefüllt (die Exine der letzteren ist in ihrer Struktur nicht eingezeichnet).

Fig. 10. Ein Teil des Plasmodiums bei stärkerer Vergrößerung. Der Unterschied in der Struktur des Plasmas und der Kerne ist gegen Fig. 7—8 sehr augenfällig. Die Plasmodiumkerne liegen z. T. den Exine-Vorsprüngen ganz dicht an. Der Schnitt ist ca. 7,5 μ dick, so daß außer der einen „Zacken"-Reihe der Exine noch die dahinter liegenden „Zacken" angedeutet sind.

Fig. 11. Desgl. ein etwas dünnerer Schnitt. Hier sind die Verbindungen der Exine mit den Plasmawaben deutlich zu sehen. Auffallend ist auch die langausgezogene Form des Tapetumkernes.

Über das Verhalten von Sprossen bei Widerstand leistender Erdbedeckung.

Von

Walter Leonhardt.

Mit 17 Textfiguren.

In der freien Natur kommen die keimenden Pflanzen nicht allzuselten in die Lage, sich abnorm hohen Erdschichten entwinden oder eine harte Erddecke durchbrechen zu müssen. Man kann z. B. im Walde beobachten, wie Keimlinge oder aus Knollen und Zwiebeln getriebene Sprosse mächtigen Maulwurfshaufen entsprießen, oder sehen, wie auf hartgetretenem Wege ein Sprößchen sich den Zutritt zum Licht erzwingt, indem es die feste Kruste zersprengt. Wie ist es den Pflanzen möglich, solche Leistungen zu vollbringen, deren Ungewöhnlichkeit in diesen Fällen durch die äußeren Umstände ohne weiteres dokumentiert wird? Nicht nur erfordern diese eine ansehnliche Kraft, ohne Zweifel spielt auch die Form der Pflanze eine wichtige Rolle dabei. Diese Überzeugung drängt sich auf, wenn man eine verschüttete Pflanze aus der Erde befreit und mit einer daneben wachsenden normalen Artgenossin vergleicht (Fig. 1). Die Form der ersteren erscheint in vielen Fällen unmittelbar als mechanisch und biologisch zweckmäßig, während man sich von der anderen nicht vorstellen kann, daß sie die von jener geleistete Arbeit hätte vollbringen sollen. Welches sind die Ursachen dieser Formverschiedenheiten?

Das hiermit angedeutete Problem habe ich zum Gegenstand experimenteller Untersuchungen gemacht, deren Ergebnisse in der vorliegenden Arbeit niedergelegt sind. Sie betreffen die folgenden Fragen:

Wie verhält sich die normalerweise am Licht vegetierende Pflanze, wenn sie zum Eindringen in höhere Erdschichten gezwungen ist? Durch welche äußeren Einflüsse ist ihr Habitus bedingt?

In welcher Weise verhält sich die Pflanze in festem Boden, und welche Formänderungen geht sie darin ein? Auf welchen Ursachen beruhen dieselben?

Beim Verfolgen der mechanischen Arbeitsleistungen der Pflanzen erhob sich naturgemäß die Frage, wie die verschiedenen Formen mechanisch gegen den Boden wirken möchten. Ein besonderes Interesse hatte das Problem bei den nutierenden dikotylen Keimlingen, die mit herabgebogenem Gipfel das Erdreich durchdringen. Der Versuch einer Lösung dieses Problems bildet den Schluß der Arbeit.

Mit Notwendigkeit erhebt sich in diesem Gedankenkreise auch die Frage, durch welche inneren Mittel und Wege die mechanischen Außenleistungen von der wachsenden Pflanze vollbracht werden. Die Lösung dieses Problems ist von Pfeffer (1893) gegeben worden. Die Außenleistungen kommen nach ihm zustande, „indem dann, wenn die Widerlage die Vergrößerung der Zelle unmöglich macht, das Flächenwachstum der Zellwand noch fortschreitet und hierdurch, unter allmählicher Entspannung der Zellhaut, die Turgorenergie gegen die Widerlage gelenkt wird.“ „Nachdem der Außendruck bis zur Äquilibrierung des Widerstandes angeschwollen ist, vermag das wachsende Organ die Widerlage unter einer entsprechenden Arbeitsleistung vor sich her zu schieben.“ (Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. 2. Bd., S. 144 ff.)

Über den auf den folgenden Blättern behandelten Gegenstand sind mir in der botanischen Literatur ausführlichere Angaben nicht bekannt geworden. Eingehende Untersuchungen betreffen nur die Art und Weise, in welcher die Pflanzen den Boden durchbrechen, deren Kenntnis wir bei unseren Versuchen natürlich nicht entraten konnten. So legte Areschoug (1896) an einer größeren Anzahl von Beispielen mit Abbildungen dar, in wie verschiedener Weise die Lichtsprosse der „geophilen“ [1]) Pflanzen zum Vorschein kommen, und wie mannigfaltig die Vorrichtungen sind, durch welche jenen bei ihrem Emporwachsen der nötige Schutz zuteil wird. Ein ähnliches Ziel verfolgt Massart (1903). Wie Klebs (1885) die Mannigfaltigkeit der Keimungsformen auf eine geringe Anzahl von Haupttypen zurückgeführt und dadurch späterer Forschung den Einblick

1) Areschoug bezeichnet als „geophil“ solche Pflanzen, welche ihre Erneuerungsknospen unter der Erdoberfläche anlegen und deren Lichtsprosse also ihre Entwicklung mehr oder weniger vollständig unter der Erde durchmachen.

in dieses große Gebiet in dankenswerter Weise erleichtert hat, so versucht er aus seinen zahlreichen Beobachtungen an perennierenden Pflanzen aller Gebiete des Systems einige immer wiederkehrende „modes de sortie“ herauszuarbeiten. Seine Untersuchungen berühren sich teilweise mit den vorliegenden, wenn er den inneren und äußeren Reizen nachgeht, die die zahlreichen Reaktionen hervorrufen, auf denen das Durchbrechen durch den Boden beruht. Auf seine Ergebnisse in dieser Hinsicht wird an einzelnen Stellen hingewiesen werden. Der hier interessierende Gegenstand, das Verhalten der aufstrebenden Pflanzen bei abnorm hoher Erdbedeckung, steht in den genannten Arbeiten nirgends in Frage.



Fig. 1. *Ficaria verna.*
Das Knöllchen der rechts abgebildeten Pflanze wurde von einem Maulwurfshaufen schwerer lehmiger Erde verschüttet. Das längste Blatt ist durch eine 15 cm hohe Schicht hindurchgedrungen und hat sich eben am Licht entfaltet. Die links abgebildete Pflanze ist ca. 2 cm Tiefe entsprossen und hat sich normal am Licht entwickelt. Verkl.

Auch die Annahme, daß die ausgedehnten landwirtschaftlichen Untersuchungen über den Einfluß der Saattiefe auf das Gedeihen der Kulturpflanzen, die sich auch auf abnorm hohe Erddecken erstrecken, genauere Schilderungen des Aussehens von Pflanzen aus großen Tiefen enthalten möchten, fand sich nicht bestätigt. Trotzdem sei vor anderen auf die Untersuchungen Wollnys (1884), in denen sich die ganze ältere Literatur verarbeitet findet, nachdrücklich hingewiesen. Denn sie stellen eine wertvolle Ergänzung des Bildes, das hier gegeben wird, dar, insofern sie exakten Aufschluß geben über den Prozentsatz sowie über die weitere Entwicklung der aus verschiedenen Saattiefen auflaufenden Pflanzen. (Die Ernteerträge, Gewicht des

Strohs, der Körner und Knollen, sind doch ein Maß für den Grad der Entwicklung der Pflanzen.) Unsere Versuche reichten soweit nicht. Dafür kommen die auf den folgenden Blättern behandelten Dinge in Wollnys Arbeit ebenso nur andeutungsweise zur Sprache, wie in der Abhandlung von C. Kraus (1889) „Zur Kenntnis des Verhaltens der Pflanzen bei verschiedener Höhe der Erdbedeckung".

Methodik.

Die Art und Weise meiner Versuchsanstellung zeichnete sich durch große Einfachheit aus. Samen pflegte ich vor der Aussaat anzuquellen. Die Versuche mit Keimpflanzen haben den Vorteil, sich jederzeit und so oft als erwünscht anstellen zu lassen, während man bei ausdauernden Gewächsen, zumal Freilandpflanzen, sowie bei den aus aufbewahrten Knollen und Zwiebeln zu ziehenden Pflanzen an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist und den Versuch nicht jederzeit ausführen kann. Die trocken aufgehobenen Knollen und Zwiebeln, wie die von Dahlien, Tulpen usw., wurden gegen Ende des Jahres in die zum Versuch bestimmten Behältnisse eingepflanzt.

Die von mir meistens benutzte Bodenart war die im Leipziger botanischen Institut regelmäßig verwendete sehr sandige Komposterde, die sich für die Zwecke der Versuche recht günstig erwies, insofern sie lockere, aber auch sehr feste Erddecken gut herzustellen gestattete, in ihrer physikalischen Beschaffenheit also recht variierbar war. Zuweilen wurde auch lehmige Gartenerde angewandt, die aber den Nachteil hatte, sich viel schwieriger in gewünschter Konsistenz herstellen zu lassen. Um der Komposterde die manchmal gewünschte Homogenität zu verleihen, befreite ich sie durch Sieben von den beigemengten Steinchen.

Die Auswahl der Behältnisse erfolgte ganz dem Zwecke des jeweiligen Versuchs gemäß. Ihre Größe richtete sich nach der zu erwartenden Größe der Pflanzen. So gelangten neben Tontöpfen verschiedenster Dimension hohe Blechkästen mit Glaswänden und ein sehr hoher Holzkasten zur Verwendung. Der letztere besaß eine Höhe von 110 cm und eine Breite und Tiefe von 45 cm und war so eingerichtet, daß zwei gegenüberliegende Wände heruntergeklappt werden konnten, wodurch das Pflanzen und Herausnehmen der Gewächse erleichtert wurde. Die Blechkästen von 40 cm Höhe,

26 cm Breite und 16 cm Tiefe waren in den Breitseiten mit beweglichen Glaswänden ausgestattet. Sie dienten sowohl dazu, im Boden befindlichen Pflanzen Licht zuzuführen, um ihr Verhalten im Boden bei Belichtung festzustellen, als auch den normalen, also bei Lichtabschluß verlaufenden Entwicklungsgang im Boden direkt beobachten zu lassen; die hinter der Glaswand befindlichen Pflanzen wurden also im zweiten Falle künstlich verdunkelt. Es muß darauf hingewiesen werden, daß das soeben erwähnte Hilfsmittel durchaus nicht alle Wünsche befriedigt. Die Pflanzen werden oft durch die Erde zu räumlichen Krümmungen gezwungen und entfernen sich daher mehr oder weniger von der Glaswand. So kommt man selbst hier ohne den Schluß aus dem Endresultat, wie es sich nach dem Herausnehmen der Pflanzen aus dem Boden darbietet, auf den Entwicklungsgang nicht aus. Auf ihn war ich allein angewiesen bei den Versuchen mit Freilandpflanzen. Hier wurden die hohen Erdschichten Ende Januar mittels Tonröhren von 60 cm Höhe und 14 cm Weite über die unterirdischen Stöcke gebracht. Mitte bis Ende Mai fand die Öffnung der Röhren zur Untersuchung statt. Mit Ausnahme einiger Fälle, in denen es gelang, die Knospen abgetrennter Teile von Rhizomen in den Glaskästen bis zu einer gewissen Entwicklungsstufe zu bringen, konnten die Prozesse des Eindringens bei den Freilandpflanzen nicht beobachtet werden, und ich war also darauf angewiesen, sie aus dem Endresultat zu erschließen. Erleichtert bezw. überhaupt erst ermöglicht wurde dies durch den Vergleich mit in Luft etiolierten Pflanzen, deren Entwicklung sich bequem verfolgen ließ. Die Pflanzen wachsen im Erdreich ohne Licht heran. Will man daher erkennen, welche Eigenschaften ihres Habitus auf den mechanischen Einfluß der Erde zurückzuführen sind, muß man sie mit etiolierten Pflanzen vergleichen. Aus diesem Grunde wurden immer zugleich etiolierende Vergleichsexemplare gezogen. Deren Eigenschaften werden aber wiederum als Besonderheiten erst dann erkannt, wenn man sie mit Lichtpflanzen vergleicht; daher machte sich auch ihre Kultur in jedem Falle notwendig. Um im folgenden bei der Gegenüberstellung von im Boden und in Luft etiolierten Pflanzen die umständliche Beifügung des jeweiligen Mediums unterlassen zu können, sei an dieser Stelle bemerkt, daß nur die in Luft etiolierten Pflanzen als „etiolierte Pflanzen“ oder „Dunkelpflanzen“ bezeichnet werden sollen. Im Freien wurden zur Verdunkelung lichtdicht verschlossene Tonröhren benutzt.

Die Unterbringung der Samen usw. in festem Boden geschah folgendermaßen. Ich füllte die Töpfe, deren Bodenöffnung zur Drainage stets mit einer Tonscherbe überdeckt war — bei größeren Gefäßen wurde sogar der ganze Boden mit Scherben oder Kies belegt — bis zu einer gewissen Höhe mit angefeuchteter Erde. Diese wurde mit der Hand möglichst festgedrückt. Die freie Fläche, in der die Samen je nach Größe in wechselnder Zahl zur Aussaat gelangten, wurde nachträglich etwas aufgelockert, damit zwischen den noch aufzutragenden Schichten und den unteren keine Grenzfläche, die ein leichtes Absprengen ermöglichen würde, sondern inniger Zusammenhang entstünde. Die Erde über den Samen wurde in gleicher Weise festgedrückt, zur Erzielung großer Dichtigkeit das Ganze wohl auch mit einem eisernen Gewichte festgestampft. Die Töpfe mit der noch feuchten Erde gelangten dann meist ins Wärmezimmer, wo die Wasserverdunstung allmählich eine gewisse Härte des Bodens herbeiführte. Schollen solchen festen Bodens zerfielen nicht von selbst, sondern verlangten zum Zerbrechen einigen Kraftaufwand; die Bodenteilchen kohärierten also sehr stark. Die Härte des Bodens ist an der Oberfläche wegen stärkster Verdunstung von Wasser am größten. Dieser Umstand sowie die unvermeidliche Verschiedenheit in der Druckverteilung im Innern des Bodens veranlaßten mich, anfangs angestellte Messungen über die Festigkeit des Bodens später nicht mehr auszuführen; die gefundenen Zahlen bewegten sich in zu großen Intervallen.

Im übrigen wurden den Pflanzen die besten Außenbedingungen, also hinreichende Feuchtigkeit, Luft und Wärme geboten. Die mechanische Leistungsfähigkeit der Pflanzen kann ja nicht voll erkannt werden, wenn ihre Entwicklung durch Faktoren beeinträchtigt wird, die mit mechanischer Beeinflussung nichts zu tun haben. Das Problem, in welcher Weise die Außenleistungen, die auf dem osmotischen Druck der wachsenden Zellen beruhen, durch Nahrungs- und Wassermangel geändert werden, wird im folgenden nicht berührt.

Über die Methodik einiger Spezialversuche wird betreffenden Orts berichtet.

Für das Eindringen in den Boden ist es ein wesentlicher Unterschied, ob die wachsende Region des Triebes terminal oder basal resp. interkalar untergebracht ist, ob also die treibende

Kraft unmittelbar hinter der eindringenden Spitze oder weit entfernt von ihr in Aktion tritt. Im ersten Falle, der zumeist bei den Dikotylen realisiert ist, drängt sich immer ein Sproßstück von geringer und in der Hauptsache konstanter Länge in den Boden, das, falls es durch ein Hindernis zum Ausbiegen gezwungen wird, die normale Vertikalstellung durch eine entsprechende geotropische Krümmung rasch wiedererreicht. Solche Sprosse besitzen eine außerordentliche Beweglichkeit und Orientierungsfähigkeit in dem zuweilen sehr inhomogenen Medium des Bodens. Der ganze unterhalb der wachsenden Region gelegene Teil des Sprosses wird von irgendwelcher Richtungsänderung der Spitze nicht in Mitleidenschaft gezogen, weil er ausgewachsen ist. Anders im zweiten Falle, den man als den monokotylen Typ bezeichnen kann. Hier wird der Trieb in ganzer und stetig wachsender Länge in das Erdreich hineingeschoben. (Man denke z. B. an *Hyacinthus*). Die Fläche, die sich der Reibung darbietet und auf welche seitlicher Druck des Bodens fällt, ist also nicht nur relativ größer, als bei apikalem Wachstum je möglich ist, sondern wächst auch beständig mit zunehmender Länge des eindringenden Gebildes. Ein stetiges Anwachsen des Außenwiderstandes und die Notwendigkeit immer höheren Kraftaufwandes ist die Folge davon, während man beide, Widerstand und Kraft, bei dem apikalen Typ im großen und ganzen als konstant annehmen kann. Die Verhältnisse liegen in jenem Falle genau wie bei einem Pfahl, dessen Eintreiben umso höheren Energieaufwand erfordert, je tiefer er bereits im Boden steckt. Ferner ist hier die Aktionsfähigkeit auf ein Minimum beschränkt, ein Hindurchtasten gleichsam durch die Unebenheiten des Erdreichs ist ausgeschlossen. Die Spitze basal wachsender Organe oder Sprosse wächst meist sehr wenig oder gar nicht mehr, und die apikalen Teile sind demgemäß auch nicht geotropisch aktionsfähig. Gesetzt nun den Fall, die Spitze werde durch einen Stein oder ein sonstiges Hindernis seitlich abgelenkt, so sind sämtliche übrigen Partien des Triebes gezwungen, diese Richtungsänderung ihrerseits zu wiederholen. Auch wird die ursprüngliche vertikale Bewegungsrichtung nicht wiedergewonnen, da die Spitze die Abweichung nicht geotropisch zu korrigieren vermag. Der Trieb wird unter diesen Umständen das Licht verspätet, bei stärkeren Abweichungen auch gar nicht erreichen. Deshalb müssen solche Abweichungen möglichst überhaupt unterbleiben. Erreicht kann das werden durch Starrheit der Triebe, die dann eher das Hindernis verschieben als

sich von ihm vom Wege abdrängen lassen. Aus diesen Gründen ist für Pflanzen oder einzelne Organe mit basaler Wachstumszone im Boden eine biegungsfeste Konstruktion vorteilhaft. Sie ist nicht überhaupt notwendig. Denn falls nicht ganz besondere Widerstände das vertikale Eindringen hemmen, infolge deren die Pflanze nach einem Orte geringeren Widerstandes, d. i. zur Seite ausbiegen würde, liegt zum Ausbiegen kein Grund vor, weil dann der seitliche Widerstand nicht geringer ist als der vertikale. Es ist schließlich darauf hinzuweisen, daß äußere Glätte resp. das Fehlen seitlicher Bildungen für basal wachsende Pflanzen unerläßliche Eigenschaften sind. Man denke sich einen längeren schuppenbesetzten Sproß in das Erdreich geschoben, und man wird sehen, wie sich die Erde in den Achseln der Schuppen staut. Es müßten aus dem Mangel jener Eigenschaften für das Eindringen der Pflanzen enorme Widerstände resultieren.

Aus alledem geht hervor, daß die basal oder interkalar wachsende Pflanze niemals die Leistungen vollbringen kann, die die terminal wachsende Pflanze vollbringt. Das folgt schon aus der Tatsache, daß die Pflanze nur einen bestimmten Maximaldruck zu erzeugen vermag. Da bei basalem Vegetationspunkt der Außenwiderstand mit zunehmender Höhe des Eindringens steigt, muß ein Punkt kommen, wo er jenem Maximaldruck gleichkommt und ihn übertrifft, und von da ab kann keine Vorwärtsbewegung mehr stattfinden. Dann werden übrigens die basalen wachsenden Partien seitlich ausbiegen müssen. Die terminal wachsende Pflanze dagegen arbeitet gegen einen konstanten Widerstand und wäre daher zum Durchbrechen unbegrenzter Erdschichten befähigt, wenn dasselbe nur von diesem einen Moment abhinge. Auch indem für die basal wachsende Pflanze äußere Hemmnisse viel verhängnisvoller werden können als für die apikal wachsende, sind ihrer Leistungsfähigkeit engere Grenzen gezogen.

Diese Unterschiede treten unter normalen Verhältnissen, wo die bedeckende Erdschicht geringe Höhe hat, und selbst in den Versuchen mit hohen Erdschichten weniger scharf hervor, weil noch andere Faktoren, derer bisher nicht gedacht wurde, das Endergebnis beeinflussen. Eben deshalb erscheint es mir richtig, von vornherein das Augenmerk auf sie zu lenken, um sie bei der Beurteilung der Tatsachen stets gegenwärtig zu haben.

Die Lokalisation der wachsenden Region ist wichtig genug, um als Einteilungsprinzip für die zu besprechenden Pflanzen dienen

zu dürfen. Nun verhalten sich, wie schon angedeutet, die beiden Typen in der Hauptsache so, daß der terminale die Mehrzahl der dikotylen, der basale bezw. interkalare die meisten monokotylen Pflanzen auf sich vereinigt. Wenn wir daher im folgenden Dikotyle und Monokotyle gesondert behandeln, so ist das auch vor dem hier dominierenden mechanischen Gesichtspunkte gerechtfertigt.

— —

I.

Dikotyle Pflanzen.

Wir beginnen mit dem bekannten botanischen Versuchsobjekte

Vicia Faba major.

Vicia Faba läßt die Kotyledonen in der Erde und durchbricht mit einem nutierenden Epikotyle den Boden. Der gekrümmte Gipfel ist keilförmig, weil das Stengelglied in seinen obersten Partien kantig ist. Dieselben werden nach dem Geradestrecken, infolge Dickenwachstums rundlicher, so daß der ausgewachsene Epikotyl scharfer Kanten entbehrt. Bei seichter Lage des Samens und nicht zu festem Boden gelangt der kräftige Epikotyl ohne Schwierigkeiten ans Licht. Sein Bogen bietet gegenüber dem anderer Pflanzen, z. B. der später zu besprechenden *Phaseolus vulgaris* und *Lupinus albus*, einen geringen Widerstand, einmal wegen der keilförmigen Gestalt, das andere Mal wegen der geringen Größe des herabgebogenen Sproßgipfels selbst. In welcher Weise der nutierende Stengel gegen das umliegende Erdreich wirkt, bleibt einer speziellen Untersuchung überlassen. Schon wenn durch die von unten her aufgelockerte Erdoberfläche geringe Lichtmengen zum Keimling zu dringen vermögen, beginnt sein Gipfel sich aufzukrümmen, um weiterhin rasch zur völligen Aufrechtstellung zu schreiten.

Auch an Dunkelkeimlingen krümmt sich der Gipfel, kaum nachdem der Bogen die Erdoberfläche durchstoßen hat, empor. Doch läßt seine völlige Geradestellung hier viel längere Zeit auf sich warten als bei den Lichtpflanzen[1]). Die Nutation wird von

1) Eingehende Untersuchungen über die Krümmungsursachen bei Keimstengeln sind von Sperlich (1912) angestellt worden.

dem nachfolgenden Internodium übernommen; allerdings verkleinert sich der Winkel der Krümmung des Gipfels immer mehr. Die Internodien sind im Dunkeln sehr viel länger und die Blattspreiten kleiner als am Licht. Immerhin erlangen die Blätter auch im Dunkeln recht ansehnliche Größe, mit Ausnahme des ersten und zweiten, die auf schuppenförmige Deckblättchen reduziert sind. Während am Licht die Blattstiele bald schräg vom Stengel abspreizen und die Fiedern der Spreiten sich horizontal ausbreiten, stehen die ersteren im Dunkeln etwas länger vertikal und die Fiedern bleiben zusammengelegt.

Ist nun ein Same (etwa 30 cm) tief ausgesät worden und zur Keimung gelangt, so behält der aufstrebende Epikotyl seine Gipfelkrümmung im Gegensatz zu Dunkelpflanzen in voller Intensität, d. i. um 180° bei. Das beruht mithin auf mechanischer Einwirkung des Erdbodens auf die Pflanze. Je länger das epikotyle Glied wird, um so mehr nimmt auch der umgebogene Gipfel an Länge zu, weniger infolge Wachstums des herabhängenden Stengelstücks als der am Gipfel dicht gedrängten Blätter. Diese stemmen sich jedoch nicht nach unten gegen den Boden, so daß eventuell auch auf der Seite des umgebogenen Gipfels eine Kraft für das Durchbrechen wirksam würde, aus dem einfachen Grunde, weil sich unter ihnen keine Erde, sondern Luft befindet. Der Sproß hat oben im Bereiche des nutierenden Gipfels einen größeren Querschnitt als in der Mitte und unten. Dringt nun dieser verbreiterte Gipfel in den Boden ein, so schiebt er größere Erdmassen nach oben und vor allem zur Seite, als der übrige Stengel räumlich zu ersetzen vermag. Deshalb entsteht unter dem herabhängenden Sproßgipfel ein Luftkanal, von dessen Existenz man sich auch im Freien, besonders auf plastischem feuchten Lehmboden, bei den verschiedensten nutierenden Keimpflanzen überzeugen kann. Die Stengel stecken dort in Erdröhren, die einen größeren Durchmesser als sie besitzen, und lassen sich leicht, ohne zu zerreißen, herausziehen, weil die seitliche Reibung am Boden fehlt. Allmählich werden die Röhren natürlich verschüttet und zugeschwemmt. Da der Epikotyl nicht unbegrenzt wachstumsfähig ist, müssen sich auch die obersten herabgebogenen Partien schließlich strecken, und zwar wird durch einseitig stärkeres Wachstum am Ende völlige Geradestreckung des Stengelgliedes erzielt. Während dies geschieht, geht die Nutation auf das 1. Internodium über. Bei dem endgültigen Geradestrecken des Epikotyls wird das erste, kleine Blatt in auf-

rechte Stellung gedrückt, nachdem es sich zuvor in Inverslage befunden. Da nun der Epikotyl noch ein wenig in die Länge wächst, stemmt sich der Boden gegen das dem Stengel nicht dicht angeschmiegte Blättchen, das infolgedessen nach abwärts gedrückt und zuweilen der Länge nach aufgerissen wird.

Das weitere Eindringen liegt dem 1. Internodium ob, dessen gleichfalls parallelschenkliger Bogen größere Oberfläche als derjenige des jugendlichen Epikotyls besitzt. Denn das 1. Internodium ist dicker als der Epikotyl, und die Stelle des ersten kleinen Deckblättchens nimmt jetzt das dritte, vollausgebildete Blatt ein. Das zweite Blatt, schuppenförmig wie das erste, befindet sich infolge der $^1/_2$-Stellung der Blätter auf der Vorderseite[1]) des Bogens, kann also die Funktion eines schützenden Organs für jüngere Bildungen nicht erfüllen. Jenes jetzt am Gipfel dominierende Blatt besitzt einen kräftigen Stiel, der samt den Fiederblättchen zur Vergrößerung des Gipfelquerschnitts sehr viel beiträgt. Übrigens ist der Bogen jetzt in höherem Maße dachig zugeschärft, weil das erste Internodium schärfer kantig ist als der Epikotyl, und die Biegung des Stengelendes ist stets so angelegt, daß der Bogen Keilform erhält. Hat sich das erste Internodium gerade gestreckt, so widerfährt dem zweiten Blättchen dasselbe Schicksal wie dem ersten, es wird seitlich abwärts gepreßt (Fig. 2, links).



Fig. 2. *Vicia Faba major.* Rechts = etiolierte, links = in Erde herangewachsene Pflanze. Das angeschnittene Stengelglied ist in beiden Fällen das 1. Internodium. Verkl.

Mit zunehmender Länge der Pflanze gestaltet sich das Eindringen immer schwieriger. Das zweite, ausgesprochen vierkantige

---

1) Ich schließe mich mit dieser Bezeichnungsweise Wiesner (1878, S. 17) an, der diejenige Seite der unteren aufrechten Partie des epikotylen Stengelgliedes, welche nach der nutierenden Spitze hingewendet ist, also diejenige, welche die Kotyledonen vor sich hat, die vordere, die entgegengesetzte die hintere nennt.

Internodium ist beträchtlich dicker als die vorhergehenden und daher sein Bogen breiter. Immerhin gelingt es auch ihm, sich völlig auszustrecken, allerdings nicht ohne mancherlei Verbiegungen. Die ersten beiden Blättchen boten der Überführung in aufrechte Stellung wegen ihrer Kleinheit wenig Widerstand. Das dritte Blatt dagegen, das einen kräftigen, spröden und wenig biegsamen Stiel besitzt, fügt sich den hierzu notwendigen Krümmungen nicht und verharrt in Inverslage. Das sich streckende 3. Internodium tritt deshalb entweder seitlich unter ihm hervor oder, da das bei der nach innen rinnenförmigen Gestalt des Stiels manchmal Schwierigkeiten hat, spaltet ihn der Länge nach mitten auf und wächst durch ihn hindurch (Fig. 2, links). Zuweilen drückt das vorhergehende, noch streckungsfähige Internodium das Blatt, dessen Spreite vom Boden festgehalten ist, an der Basis in die Höhe und zerbricht dabei den Stiel. Sowohl für das unter als über dem Blatt befindliche Internodium hat diese Behinderung der Verlängerung Verbiegungen zur Folge.

Die höheren Internodien werden immer dicker und die Blätter immer größer. Jedoch bedeutet die Dickenzunahme keine Vergrößerung des wirksamen Querschnitts, weil die Stengelglieder vom 1. Internodium an sich mehr und mehr höhlen. Springen infolgedessen die 2. und 3. Internodien schon an etiolierten Pflanzen mitunter der Länge nach auf, so vielmehr im Boden, wo der Längsdruck das Zerspalten begünstigt. Bemerkenswert ist, daß die beiden Hälften eines gespaltenen Internodiums recht verschieden lang werden können; die längere muß sich natürlich krümmen.

Trotz aller Schädigungen, die die Pflanzen bei langem Verweilen im Boden erleiden, vollbringt *Vicia Faba* ganz außerordentliche Leistungen. So ist das Verhalten des 2. und 3. Internodiums nur dann festzustellen, wenn sehr hohe Erdschichten über die Samen gebracht wurden, denn Schichten von 30 cm werden vom Epikotyl und 1. Internodium allein bewältigt. Der vorstehenden Schilderung liegen Pflanzen zugrunde, deren Samen unter einer 90 cm hohen Erdschicht gekeimt hatten (Komposterde, großer Holzkasten). Einzelne Pflanzen waren 77, 69, 54 cm hoch eingedrungen. Die Längenverhältnisse der betreffenden Pflanzen (in cm) waren folgende:

Höhe der durchdrungenen Erdschicht	Epikotyl	1. Internodium	2. Internodium	3. Internodium	Gesamtlänge
77	20	26	8	30	84
69	23	12	11	23	69
54	23	21	12	—	56

Die zweiten Internodien sind stark gewunden und der Länge nach aufgesprungen. Die Windungen erklären die Differenzen zwischen der wirklichen Gesamtlänge der Pflanzen und ihrer Höhe im Boden. Etiolierte Vergleichspflanzen ergaben folgende Zahlen:

Epikotyl	1. Internodium	2. Internodium	3. Internodium	Gesamtlänge
23	21	noch nicht ausgewachsen	·	51
10,5	21,5	16	12	62
11,5	15	21	noch nicht ausgewachsen	56

Es zeigte sich oft, daß die Internodien in lockerem Boden größere Länge erreichten als im Dunkeln in Luft. Ich bin geneigt, dies als einen Erfolg der Transpirationsverminderung im Boden anzusehen, da die gleiche Erscheinung in gleichem und höheren Maße in feuchter Luft eintritt. Indes sind die individuellen Verschiedenheiten in den Längen der Internodien, wie auch die obigen Zahlen lehren, derart, daß ein abschließendes Urteil nur nach einer großen Anzahl von Versuchen und Messungen gefällt werden kann. — Das Auftreten zahlreicher Adventivwurzeln insbesondere am Epikotyl, auf dem es nach Wollny beruht, wenn die Pflanzen aus größerer Tiefe (bis 15 cm) eventuell bessere Erträge zeitigen als die aus geringerer Tiefe, weil dadurch ein größeres Bodenstück ausgenutzt wird, habe auch ich oft konstatieren können.

Gibt man sich Rechenschaft darüber, worauf die ansehnlichen Leistungen von *Vicia Faba* beruhen, so bietet sich als nächster Grund der Nährstoffreichtum der Kotyledonen dar. Ohne ihn würden die Pflanzen trotz aller sonstigen günstigen Eigenschaften bald durch Verhungern zugrunde gehen. Daß die Leistungsfähigkeit aber noch von anderen Momenten abhängt, lehren die Versuche mit solchen Pflanzen, die ebenfalls über viel Reservestoffe verfügen, aber doch nur verhältnismäßig geringe Höhen im Boden erreichen, wie z. B. die Lupine. Diese günstigen Eigenschaften bestehen bei *V. Faba* vor allem in dem Fehlen größerer lateraler Bildungen, die die Internodien durch Anstemmen gegen den Boden am Strecken hindern. Ihr Sproßgipfel ist nicht durch mächtige Keimblätter verbreitert, und wenigstens die ersten Laubblätter sind klein. Die Pflanzen danken ihr hohes Eindringen ferner der Fähigkeit des Etiolierens, der Eigenschaft, bei Lichtausschluß das Längen-

wachstum der Stengel zu fördern und die Blattgrößen herabzumindern. Wie bedeutsam der Lichtmangel im Boden ist, wird offenbar, wenn Samen einer Glaswand anliegend zur Keimung gelangen. Zwar ist ein ganz zutreffendes Bild wegen des einseitigen Lichteinfalls nicht zu gewinnen, die Pflanze krümmt sich nach dem Licht hin und dringt nicht aufwärts in den Boden. Immerhin lassen die starke Entwicklung der Blätter und das geringe Längenwachstum der Stengelglieder ahnen, wie ihr Licht im Boden von Schaden wäre resp. welche Bedeutung der Fähigkeit des Etiolierens beizumessen ist. Als eine ganz vollkommene Anpassungserscheinung an eine mögliche abnorm hohe Erdbedeckung ist das Etiolement freilich auch nicht zu bewerten, wie aus dem geschilderten Verhalten der Laubblätter im Boden (bei Lichtausschluß) hervorgeht.

Die hohen Erdschichten gaben den Pflanzen Gelegenheit zu zeigen, aus welchen Tiefen sie sich noch ans Licht retten können. In den jetzt zu schildernden Versuchen mit festem Erdboden sollten die keimenden Pflanzen auf ihr morphologisches Verhalten und ihre Leistungsfähigkeit gegenüber einem hohen äußeren Widerstande geprüft werden, wie er auch in der Natur realisiert sein kann. Über die Art und Weise der Versuchsanstellung wurde oben berichtet. Angesichts der Kräftigkeit der Keimpflanzen von *Vicia Faba* konnten die Samen auch bei diesen Versuchen ziemlich tief (7—10 cm) ausgelegt werden.

Für die mechanische Wirkungsweise von *Vicia Faba* ist die keilartige Zuschärfung ihres Gipfels sehr wesentlich. (Als Gegenstück halte man sich einen Lupinenkeimling mit seinen breiten Widerstandsflächen vor Augen.) Ebenso wie nun ein belasteter Nagel in verschiedener Weise in widerstandsfähigen Boden eindringt je nach der Beschaffenheit des letzteren, so auch der sich streckende zugeschärfte *Faba*-Epikotyl. Ist dem festen Boden dank einem gewissen Wassergehalte einige Plastizität verblieben und das eindringende Gebilde nicht zu dick, so erfolgt ein wirkliches Einbohren: der Boden läßt sich in seitlicher Richtung noch komprimieren ohne gleich zu zerspringen; die Kompression in vertikaler Richtung bez. in Richtung der Achse des eindringenden Gebildes ist wegen der Spitze bez. Schneide nicht von Belang. Ist der zusammengedrückte Boden aber trockener und daher spröde, wie etwa trockene lehmige Erde, so wird er, sobald eine Schneide oder Spitze einen hinreichend intensiven Druck auf ihn ausübt, zerspalten. Bei den von innen wirkenden keimenden Pflanzen

findet man nicht nur Sprengung in vertikaler, sondern auch in horizontaler Richtung, in welchen Fällen also eine ganze Erdscholle abgerissen wird. Die Pflanze wächst dann in beiden Fällen in den Spalten weiter.

An den Keimlingen aus festem Boden fällt sofort die außerordentliche Dicke der Stengelglieder und als Korrelat dazu ihre geringe Länge gegenüber denjenigen der etiolierten Pflanzen auf. Die folgenden Zahlen sind Mittelwerte aus einer größeren Anzahl von Messungen an Epikotylen von *Faba*-Keimlingen, deren Samen gleichzeitig ausgesät wurden:

	Länge (in cm)	Dicke (in mm)
Lichtpflanzen	4,0	4,2
Dunkelpflanzen	12,0	3,9
Pflanzen aus festem Boden, 10 cm tief	5,0	5,0

(Ich habe derartige verdickte Stengel auch im Freien unter entsprechenden Umständen bei den verschiedensten Keimlingen beobachtet.) Ferner hat der Bogen des Epikotyls, dessen Form für das Eindringen höchst bedeutungsvoll ist, sehr wesentliche Gestaltsänderungen erfahren. Die beiden Schenkel, an etiolierten Keimlingen oder in lockerem Boden ziemlich weit voneinander abstehend, sind eng aneinander gepreßt, so daß die Unterseite der Umbiegungsstelle scharf geknickt ist (Fig. 3). Als interessante Anpassung an die Außenverhältnisse erscheint vor allem die oft bemerkbare schärfere Ausprägung der Keilform des Gipfels, die ja ursprünglich von der kantigen Form des Stengels herrührt. Im ganzen ist ein Bestreben, die Oberflächenvergrößerung, welche durch die Umbiegung des Sproßgipfels bedingt ist, auf ein Mindestmaß herabzusetzen, nicht zu verkennen. Die treibende Kraft verteilt sich jetzt auf eine relativ geringere Fläche als bei den Pflanzen in lockerem Boden, so daß der einzelne Punkt des Bogens einen höheren Druck ausübt. Die Form des Bogens ist also mechanisch vorteilhafter geworden. Schließlich sind die Pflanzen, welche mit derartig schwierigen äußeren Verhältnissen zu kämpfen hatten, stets mehr oder weniger gekrümmt.

Was die Ursachen dieser Formänderungen angeht, so sind bei denjenigen Keimlingen, welche in den unregelmäßigen vertikalen bez.

schrägen Spalten emporwachsen und sich den herrschenden Raumverhältnissen anschmiegen mußten, diese Umstände für die Krümmungen Erklärung genug. Zu ihnen gesellen sich in den Fällen, wo eine Erdscholle abgesprengt wurde und die Pflanzen in einem annähernd horizontalen Spalte weiter wachsen mußten, negativ geotropische Krümmungen, die, solange die Last der Erde auf den Keimlingen ruht, in ihrer wirklichen Ausprägung in der Hauptsache unterdrückt werden, jedoch beim Beseitigen derselben unter plötzlichem Emporschnellen der Keimlinge sichtbar werden. Die genaue Analyse der Krümmungen derjenigen Pflanzen, die sich einzubohren vermochten, ist mit Schwierigkeiten verbunden, nicht nur weil mehrere schwer kontrollierbare Ursachen dabei in Frage kommen können, sondern auch weil das Ausmaß derselben nicht abzuschätzen ist. Als eine solcher Ursachen wäre zunächst zu beachten ungleichmäßige Druckverteilung im Boden, welche die Pflanze veranlassen könnte, von Stellen stärkeren Widerstandes nach solchen schwächeren zu wachsen. Die Krümmungen können ferner eventuell traumatotrope Reaktionen sein; Verletzungen sind die Stengel in festem Boden ja stets ausgesetzt. Teilweise sind die Krümmungen auch als Ausweichen vor Hindernissen in Gestalt kleiner Steine usw. aufzufassen. Daß sie jedoch hierdurch nicht ausschließlich erklärt werden können, geht aus ihrem Auftreten in Erde hervor, die vor dem Feststampfen fein gesiebt wurde; allerdings sind sie hier weniger stark.

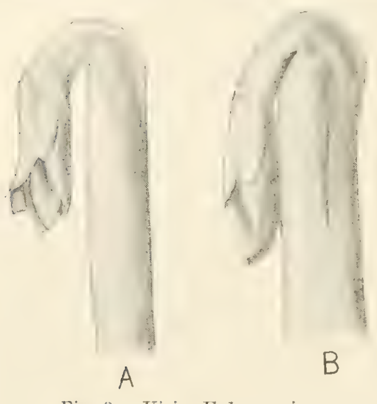


Fig. 3. *Vicia Faba major*, nutierender Epikotyl. *A* = in lockerem Boden (flach), *B* = in festem Boden. Vergr.

Ohne weiteres wird man für die innige Annäherung der beiden Schenkel des Bogens mechanische Pression als Ursache in Anspruch nehmen. Der Erdboden setzt seiner Verdrängung bez. Kompression einen Widerstand entgegen, übt also seinerseits auf die Pflanze einen Druck aus, dessen Folge die Annäherung der beiden Schenkel ist. Das Wachstum im Bogen paßt sich der Pressung allmählich an; denn beim plötzlichen Wegfall des Außendruckes verbreitert sich der Bogen nicht. An Stelle dessen beobachtet man häufig, wie sich die wachsende Region des aufrechten Schenkels krümmt, derart

daß die Hinterseite konkav wird; der andere Schenkel gerät dadurch in Schrägstellung[1]). Diese Erscheinung wird an anderer Stelle ihre Erklärung finden.

Der Keil erscheint schärfer ausgeprägt, weil seine Länge oder die Länge seiner Seitenflächen zugenommen hat. Zunächst muß man sich von der Vorstellung frei machen, es sei im festen Boden eher ein Abplatten des Gipfels zu erwarten und dessen Ausbleiben, ja der Eintritt des Gegenteils, demnach auf eine ganz besondere Aktion der Pflanze zurückzuführen. Auch die Seitenflächen des Keils unterliegen ja Druck. Das Wachstum ist also in seitlicher Richtung gar nicht erleichtert und ein Grund zur Abplattung daher nicht gegeben. Vielmehr dringt die Schneide des Keils in den widerstandskräftigen Boden ein. Dadurch schafft sie quasi einen engen Spalt, in den die nachfolgenden breiteren Partien eingezwängt werden. Sie erfahren hierbei einen starken seitlichen Druck, der eher eine Annäherung der Seitenflächen, d. i. eine Verschärfung des Keils erstrebt, als Verbreiterung gestattet. Die Verlängerung des Keils hängt nun mit dem ungewöhnlich starken Dickenwachstum des aufrechten Schenkels im Boden zusammen. Man stelle sich einen Pfahl vor und denke sich ihn an Dicke zunehmend. Dann muß seine Spitze, wenn sie nicht stumpfer d. h. ihr Winkel größer werden soll, sich verlängern. In analoger Weise liegen die Verhältnisse bei dem keilförmigen Bogen des Epikotyls. Daß er nicht stumpfer wird, wurde ja soeben dargelegt. Die nähere Darstellung dieser Verhältnisse ist zu umständlich, als daß ich weiter darauf eingehen möchte. Ich gebe nur der Überzeugung Ausdruck, daß die äußeren Druckverhältnisse, welche das Wachstum ja direkt zu beeinflussen vermögen, und die Tatsache, daß der Bogen normalerweise, auch in Luft, wie ein Keil geformt ist, zur Erklärung der beschriebenen Formänderungen völlig ausreichen. Eine Reaktion auf Kontaktreiz, wie z. B. die Bildung der Protuberanz am Knie des Allium-Keimblattes eine darstellt (Neubert, 1903, S. 142 f.), ist darin nicht zu erblicken.

Als Ursache für das verstärkte Dickenwachstum bietet sich die Hemmung des Längenwachstums durch den widerstandsfähigen Boden dar. Ist sie es tatsächlich, so muß die gleiche Erscheinung

---

1) Fig. 3*B* zeigt einen Keimling, wie er innerhalb des festen Bodens aussieht. Beim Zeichnen wurde ein Druck auf ihn ausgeübt, der die gekennzeichnete Krümmung des aufrechten Schenkels verhinderte.

eintreten, wenn durch künstlichen Druck dem Stengel das Strecken erschwert wird. Ich schob über einen jungen (16 mm langen, 3,9 mm dicken), etiolierten Epikotyl, welcher noch um 180° nutierte, eine eben passende Glasröhre, die von der Zange eines Stativs festgehalten wurde. Dem Gipfel legte ich einen Kork auf, dessen untere Fläche der Keilform des Bogens des Epikotyls entsprechend eingekerbt war und der sich in der Röhre leicht bewegen ließ. Auf ihn drückte ein Stempel mit einem Tellerchen zum Auflegen von Gewichten Durch die Zwischenschaltung des schmiegsamen Korks sollte Verletzung des Stengels vermieden werden. Der wachsende Epikotyl hatte also je nach den aufgelegten Gewichten eine gewisse Last emporzuheben. Um ein sofortiges Verbiegen der Pflanze zu vermeiden, wurde beim Beginn des Versuchs nur mit 100 g belastet. Nach einigen Stunden kamen weitere 200 g hinzu. Das Pflänzchen zeigte nach 24 Stunden keine oder sehr geringe Verlängerung, war aber beträchtlich in die Dicke gewachsen. Am darauffolgenden Tage war die Last von 300 g einige Millimeter in die Höhe gehoben, und fortan wuchs die Pflanze unter dem konstanten Druck weiter in die Länge, in allen Querschnitten eine gleichmäßige Dickenzunahme innehaltend. Erhöhte ich jetzt das Gewicht auf 500 g, so bog der Stengel aus und senkte sich allmählich unter stärkerem Verbiegen nach abwärts. Das Maß seiner Tragfähigkeit war überschritten. Der unter 300 g Druck von 1,6 cm auf 5,6 cm herangewachsene Epikotyl besaß einen mittleren Durchmesser von 6 mm, während der einer gleich langen etiolierten Vergleichspflanze höchstens 4 mm dick ist. Das Versuchsergebnis entsprach also den gehegten Erwartungen vollkommen, wonach es keinem Zweifel mehr unterliegt, daß an den abnormen Verdickungen[1]) im festen Boden der Druck desselben, der das Längenwachstum hemmt, einen wesentlichen Anteil hat.

Etwas unpräzis könnte man sagen, das Längenwachstum werde durch den Druck in Dickenwachstum übergeführt. Verwendet man einen längeren, unten bereits nicht mehr streckungsfähigen Epikotyl zum Versuch, so zeigt sich das starke Dickenwachstum nur oben in der Wachstumsregion, weshalb der Stengel hier also dicker ist als unten. An der Basis kann ebenfalls noch Dickenwachstum stattgefunden haben, oben ist es jedoch viel stärker gewesen, weil die Zellen auch noch fähig waren in die Länge zu wachsen. Ana-

---

1) Ähnliche abnorme Verdickungen beobachtete schon Hering (1896, S. 159 f., Fig. 4) an Stengeln von *Cucurbita Pepo*.

tomisch müßte sich das so ausdrücken, daß die Zellen mehr als normal in die Breite gewachsen, dafür aber kürzer geblieben wären. Man kann sich an Längsschnitten mikroskopisch davon überzeugen, daß dem tatsächlich so ist. Die Mark- und Rindenparenchymzellen sind sehr viel kürzer und breiter als diejenigen der etiolierten Stengel. Zellvermehrung findet nicht statt. Genau festzustellen, ob Modifikationen im Gefäßbündelsystem eintreten, muß ich weiterer Untersuchung überlassen. Nach meinen Beobachtungen werden mechanische Elemente nicht stärker ausgebildet. Die besprochene Erscheinung ist nichts anderes als ein besonderer Fall des „plastischen“ Wachstums. Das Wachstum verläuft in der Längsrichtung viel rascher als in der Querrichtung. Deshalb macht sich der Widerstand des Bodens vornehmlich gegen das Längenwachstum geltend, und infolge der mechanischen Hemmung des letzteren treten korrelative Wirkungen ein, „als deren Erfolg sich in der wachsenden Region die Wachstumstätigkeit in einer jeden überhaupt möglichen Richtung in erhöhtem Grade geltend macht“ (Pfeffer, 1893, S. 267), d. h. in unserem Falle, ein Teil des Längenwachstums wird in Dickenwachstum umgesetzt.

Für das Leben der Pflanze hat die Verdickung des Stengels wohl vorzüglich mechanische Bedeutung. Indem sie den wirksamen Querschnitt vergrößert, setzt sie den Stengel in den Stand, einen höheren Gesamtdruck auszuüben. Jedoch hat die Pflanze beim Fortwachsen in widerstandsfähigem Boden keinen Vorteil davon, da proportional der wirksamen Fläche der Außenwiderstand steigt. Nützlich kann sie insofern werden, als ein dickerer Stengel von höherer Druckkraft den Boden eventuell und in vielen Fällen tatsächlich zersprengt, was einem dünnen Stengel nicht gelingt. Der Außenwiderstand ist dann plötzlich stark herabgesetzt, und die Pflanze vermag in den Spalten leichter emporzuwachsen. Aus diesen Gründen kann das verstärkte Dickenwachstum als eine zweckmäßige Reaktion der Pflanze auf die Außenbedingungen angesehen werden.

Als Vergleichsobjekt zu *Vicia Faba* wählte ich *Phaseolus multiflorus*, welcher den Boden ebenfalls mit einem nutierenden Epikotyle durchbricht. Sein morphologisches Verhalten bei hoher Erdbedeckung entsprach vollkommen dem von *Faba*, insbesondere auch was das Schicksal der Blätter betrifft. Der Bogen des Epikotyls ist hier nicht dachig zugeschärft, sondern besitzt infolge der flachgedrückten Form des Stengels eine ziemlich breite Oberfläche.

Es ist eine Stütze für die oben geäußerte Ansicht über die Verschärfung des Keils bei *Vicia Faba* im festen Boden, daß ein Keil sich bei *Phaseolus multiflorus* unter den gleichen Verhältnissen in keinem Falle herausbildet, während die übrigen bei *Faba* geschilderten Formänderungen in völlig analoger Weise zutage treten.

Wenn die beiden untersuchten Pflanzen in ihrem Verhalten keine prinzipiellen Unterschiede zeigen, so ist das daraus verständlich, daß ihr Entwicklungsgang sehr ähnlich ist und das Erdreich rein mechanisch auf sie einwirkt. Sehr wesentlich verschieden von der Entwicklung dieser hypogäischen Keimer erscheint unter den Umständen, denen die Pflanzen in diesen Versuchen ausgesetzt werden, also vom rein mechanischen Standpunkte, die Entwicklnng der Pflanzen, welche ihre Kotyledonen über den Boden befördern. Denn infolge der oft mächtigen Dimensionen der letzteren arbeitet die Pflanze von vornherein mit großen Widerstandsflächen gegen den Boden, wodurch die Leistungen bei hoher Erdbedeckung stark beeinträchtigt werden müssen. Es liegt nahe, zu einem Vergleich der beiden Keimungsweisen die nächste Verwandte von *Phaseolus multiflorus*, *Phaseolus vulgaris*, zuerst heranzuziehen.

Phaseolus vulgaris.

Legt man die Samen flach horizontal im Boden aus, so kommen die Keimblätter wenig in die Lage zu hemmen. Beim Einsetzen des negativen Geotropismus in dem vertikal abwärts gedrungenen Abschnitt des Hypokotyls (vgl. Schütze, 1910) wird der horizontale Schenkel, der im Verhältnis zu dem anderer Keimpflanzen sehr lang ist, in schräge Richtung gedrückt, bis er schließlich senkrecht herabhängt. Jetzt müssen die Kotyledonen aufgerichtet und emporgezogen werden. Das Aussehen der Keimlinge auf diesem Stadium ist bekannt genug. Bei seichter (3 – 5 cm tiefer) Lage der Samen ist die Erddecke schon während jener Vorgänge aufgelockert worden und rasch durchbrochen.

Unter einer 30 cm hohen Erdschicht verlaufen die ersten Keimungsstadien genau wie bei seichter Lage der Samen. Jedoch müssen später die Kotyledonen von dem aufstrebenden Hypokotyl im Boden emporgezogen werden. Der Bogen, der im Dunkeln langsamer als am Licht verschwindet, bleibt hier erhalten und verengt sich nach Möglichkeit. Aber die Keimblätter, obschon dem aufrechten Schenkel des Hypokotyls dicht angeschmiegt, nehmen doch einen solchen Raum ein, daß unter ihnen ein Luftkanal von einer

Weite entsteht, wie er bei *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* nie zu beobachten ist. In ihm vermag der Hypokotyl auszubiegen, doch gestattet seine Dicke keine schraubigen Windungen, wie sie bei dünnstengligen Pflanzen vorkommen, sondern höchstens flache Verbiegungen. Die Dickenzunahme, von der die Hemmung des Längenwachstums des Hypokotyls begleitet ist und zu deren Realisierung es hier wie bei allen an großen Widerstandsflächen leidenden Pflanzen des festen Bodens nicht bedarf, ist unter diesen Umständen also vorteilhaft. Die verdickten Hypokotyle erreichen bei weitem nicht die Länge der etiolierten.



Fig. 4.

Wenn das Wachstum des hypokotylen Gliedes zu Ende geht, streben seine obersten Partien sich gerade zu strecken. Der Hypokotyl der etiolierten Pflanzen führt bei diesem Vorgang die Keimblätter unter einer Art Kreisbewegung in vertikale Stellung (Fig. 4 *A*). Der Boden wird diesen Vorgang natürlich in höchstem Maße behindern. Nicht nur drückt das jetzt dicker werdende gebogene Ende des hypokotylen Gliedes infolge des zur Geradestreckung benötigten einseitigen Wachstums mit großer Oberfläche gegen den Boden, auch die Kotyledonen sind im Bogen durch das Erdreich hindurch in vertikale Stellung zu bringen, wozu sich als dritter hemmender Faktor gesellt, daß in diesem Moment das 1. Internodium, invers gestellt, sich zu strecken beginnt. Wie Fig. 4 *B* zeigt, wird das angestrebte Ziel nicht erreicht. Das einseitig stärkere Wachstum des Stengels preßt die noch umgebogene Partie und die Keimblätter ein Stück schräg in den Boden, bis dieser nicht mehr nachgibt. Der Stengel ist nunmehr oben und unten fixiert, und, da er fortfährt zu wachsen, buchten die jetzt sehr dicken oberen Partien in großem Bogen seitlich aus, wobei ansehnliche Hohlräume im Boden entstehen. Die Sprödigkeit des

Stengelmaterials gestattet keine unbegrenzten Verbiegungen, weshalb beim Überschreiten einer gewissen Grenze der Hypokotyl unterhalb des Knotens der Keimblätter zerbricht. Es befinden sich jetzt zwei Bruchstücke der Pflanze im Boden. Das eine, der aufrechtstehende Hypokotylabschnitt, streckt sich weiter und dringt in den Boden ein, und es ist interessant zu sehen, daß der jetzige Zuwachs dünner ist als die übrigen Partien des Hypokotyls, ohne Zweifel, weil die viel kleinere Widerstandsfläche das Längenwachstum weniger hemmt. Das andere Bruchstück entwickelt sich gleichfalls weiter, und zwar streckt sich sowohl das kurze Ende des Hypokotyls ein wenig als auch das 1. Internodium. Dasselbe befindet sich in Inverslage, muß also, um Normalstellung zu erreichen, im Boden eine geotropische Krümmung ausführen. Beim Hervortreten aus den Kotyledonen stemmen sich die recht großen Blätter am Gipfel des Internodiums, die dessen geradlinige Fortsetzung bilden, gegen die Erde und geben dadurch Anlaß zu einer mechanisch bewirkten Nutation des Internodiums. Von der Beteiligung rein mechanischer Umstände bei ihrer Entstehung zeugt die Tatsache, daß die Krümmung im Boden nach verschiedenen Richtungen orientiert sein kann, während die Nutation des 1. Internodiums etiolierter Pflanzen — an Lichtpflanzen fehlt eine solche vollkommen — immer der Richtung nach als Fortsetzung der früheren Nutation des Hypokotyls erscheint. In manchen Fällen gelingt es dem 1. Internodium ziemlich rasch, die vertikale Lage zu erreichen, wie aus Fig. 4 *B* zu ersehen ist. Früher oder später müssen beide Bruchstücke natürlich absterben. Das aufrechte Stengelstück drang 10—15 cm hoch ein. 15 cm dürfte die Maximalhöhe sein, die die Pflanzen im Boden erreichen.

Stellt man dieser Leistung die von *Vicia Faba* oder von *Phaseolus multiflorus* gegenüber, wo 30 cm hohe Erdschichten in den allermeisten Fällen glatt bewältigt wurden, so fällt der Vergleich der hypo- und epigäischen Keimungsart entschieden zugunsten der ersteren aus. Doch gewinnen diese Differenzen nur unter abnormalen Verhältnissen so hohe Bedeutung, denn die Mehrzahl der Samen keimt in der Natur an der Erdoberfläche oder sehr wenig tief. Daher ist auch der naheliegende Schluß, die hypogäische Keimungsweise möchte sich bei den Pflanzen mit großen Keimblättern (wie auch *Aesculus*, *Quercus*, *Juglans* usw.) sekundär dadurch herausgebildet haben, daß der Hypokotyl infolge regelmäßiger Hemmung seines Längenwachstums oder gar Verletzung, wie bei

Phaseolus vulgaris, allmählich seine Streckungsfähigkeit einbüßte, sehr hypothetisch. Immerhin ist es interessant sich zu vergegenwärtigen, daß das obere Bruchstück bei *Phaseolus vulgaris* im Prinzip die Verhältnisse der hypogäischen Keimer wiedergibt, nur daß die Wurzeln fehlen. Daß es sich bei diesen Erörterungen aber um bloße Spekulationen handelt, erhellt daraus, daß gar nicht alle Pflanzen ihre großflächigen Keimblätter im Boden lassen. So *Lupinus albus*; und doch bestätigen die Tiefsaatversuche mit dieser Pflanze das oben abgegebene Urteil über die hypogäische Keimungsweise in vollem Maße.

Lupinus albus.

Angesichts der flachen Form des Samens erscheint als natürliche Ausgangslage der Keimung die, bei welcher die Breitseite horizontal liegt. Demgemäß wurden die Samen ausgelegt. Die Entwicklung beginnt mit einer positiv geotropischen Abwärtskrümmung von Wurzel und Hypokotyl. Bei einer Länge des letzteren von ca. 1,5 cm vollzieht sich in ihm der geotropische Stimmungswechsel (Schütze, 1910, S. 411), so daß von jetzt ab Aufwärtsdringen des Stengelgliedes zu erwarten wäre. Die Kotyledonen, in gequollenem Zustande außerordentlich groß, müßten hierbei aus ihrer horizontalen Lage einseitig aufgerichtet und in vertikale übergeführt werden, wobei die auf den Keimblättern lastende Erdsäule bis zu einem gewissen Grade emporzuheben und zu komprimieren wäre. Zur Bewältigung dieser Arbeit bedarf es wegen der Größe der Keimblätter eines sehr hohen Energieaufwandes seitens des Hypokotyls. Selbstverständlich kann dessen Druck nach oben nur wirksam werden, wenn seine Basis hinreichend versteift ist. Das trifft aber bei der Lupine nicht im geringsten zu. Weder entspringen der Hypokotylbasis wie bei *Phaseolus vulgaris* starke Seitenwurzeln, noch ist sie ja wie bei den hypogäischen Keimern durch die Kotyledonen verbreitert. Der wachsende Hypokotyl findet also oben ein schwer fortzuschiebendes Hemmnis. Es liegt gleichsam der umgekehrte Fall der häufig zu beobachtenden Erscheinung vor, daß die Keimwurzel eines oberflächlich ausgelegten Samens nicht in die Erde eindringt, sondern den Samen emporhebt, weil derselbe nicht genügend fixiert ist. Statt aufwärts zu dringen schiebt sich der Hypokotyl nach abwärts in den Boden. Da die Wurzel schon viel zu lang ist, als daß sie in toto in den Boden geschoben werden könnte, muß an irgend einer Stelle Ausbiegen stattfinden. Die dünn

auslaufende Hypokotylbasis schlägt unter Verbiegen des untersten Hypokotylabschnittes eine seitliche Richtung ein und zieht die Wurzelbasis mit. Die in der Wurzel hierbei entstehenden starken Spannungen müssen einen Punkt kommen lassen, von dem ab sie dem Druck bez. Zug des Hypokotyls nicht mehr nachgibt. Der letztere ist jetzt am oberen und unteren Ende festgelegt. Notwendigerweise ist weitere Längenzunahme von seitlichem Ausbuchten begleitet, welches in der Form geschieht, daß die bereits vorhandene basale Krümmung verstärkt wird und zwar nach und nach in ganz außerordentlicher Weise (Fig. 5 *A*). Der Hypokotyl kann so 5 cm, von der ursprünglichen Lage des Samens an gerechnet, nach abwärts dringen, also viel tiefer, als der positive Geotropismus ihn führt. Die Ausbildung des starken Bogens im Hypokotyl geht nicht vonstatten, ohne daß große Höhlen im Boden entstehen. Der Druck des oben und unten an der geradlinigen Verlängerung gehinderten Hypokotyls bleibt natürlich auf die Kotylen nicht ohne Einfluß, die unter Kompression der bedeckenden Erdschicht langsam aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben werden. Das eigentliche Durchbrechen, d. h. eine beständige Aufwärtsbewegung beginnt jedoch erst, wenn der untere Bogen groß genug geworden ist, um ein hinreichend starkes Widerlager, an dem es vorher fehlte, abzugeben und das hypokotyle Glied wegen zunehmender Dicke, eines Erfolges der Hemmung des Längenwachstums, nur noch wenig ausbiegt.



Fig. 5. *Lupinus albus*. *A* = in wenig widerstandsfähigem Boden herangewachsen. *B* = Gipfel eines jungen Keimlings in lockerem Boden bei flacher Aussaat. *C* = Gipfel eines älteren Keimlings in widerstandsfähigem Boden. Verkl.

Die geschilderten Vorgänge wurden an Keimlingen beobachtet, deren Samen 30 cm tief ausgelegt worden waren. Bei flacher (4 cm tiefer) Aussaat in lockerem Boden können sie nicht in die Erscheinung treten. Mag sich auch der Hypokotyl, nachdem seine geotropische Stimmung sich geändert

hat, noch in geringem Maße nach unten bewegen, so langt der nach oben wirksam werdende Druck doch bald hin, die wenig starke, nicht harte Erddecke zu zersprengen. Die großflächigen Keimblätter der Lupine dringen nie sauber ein, sondern zerklüften die Erddecke stark in größerer Ausdehnung.

Bei den tiefgekeimten Pflanzen reduziert der Widerstand der Erde die Fläche des Gipfels dadurch, daß er die Kotylen weit nach unten preßt und dem hypokotylen Gliede seitlich anschmiegt. Die Länge des umgebogenen Hypokotylstückes nimmt hierbei erheblich zu (Fig. 5 *B*, *C*). Die gleichaltrigen etiolierten Pflanzen zeigen die Kotyledonen bereits aufgerichtet und auseinandergebreitet. Zur Aufrichtung kommt es im Boden erst, wenn der Hypokotyl am Ende seines Wachstums angelangt ist; das Auseinanderbreiten verhindert der Boden größtenteils. Beim Eindringen dieser mechanisch recht ungünstig gebauten Keimlinge entsteht ein breiter Kanal im Boden, in dem sich die Stengel wegen ihrer Dicke jedoch nicht winden. Die Pflanzen drangen, vom unteren Bogen des Hypokotyls an gemessen, 14—18 cm hoch ein. Die Plumula kam nie zur Entwicklung, weil die Pflanzen bei der genannten Höhe, obwohl Nährstoffe noch vorhanden waren, durch Fäulnis, die zuerst die Keimblätter zum Abfallen brachte, zugrunde gingen.

Während keil- oder pfahlförmige Triebe wie *Faba*-Epikotyle und Graskeimlinge sich wesentlich in der Weise einbohren, daß sie die Erde zur Seite drängen, wobei der vertikale Druck eine Zunahme nicht erfährt, ist dieses der Fall bei *Lupinus*, *Phaseolus vulgaris* usw. Deren Eindringen in hohe Erdschichten muß wegen der Größe der vorangeschobenen Fläche zu einem guten Teile auf Kompression der den Gipfel belastenden Erdsäule beruhen, weshalb immer weiteres Vordringen den Keimstengel nicht nur nicht in zunehmendem Maße von dem auf ihn drückenden Gewichte befreit, sondern sogar die Widerstandskraft des Bodens erhöht. So gelangt schon im lockeren Boden, sobald seine Schicht einige Höhe hat, ein solcher Druck auf den Hypokotyl, daß er sich verdickt. Fester Boden gestattet Kompression nur in geringem Umfange. Ein wirkliches Eindringen der Pflanze in ihn schließt die große Fläche des Gipfels völlig aus. Allseitig an der Ausdehnung gehemmt, entwickelt der Hypokotyl nach und nach gerade wie eine Wurzel (vgl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893) einen immer stärkeren Druck gegen die feste Erddecke, bis von dieser eine Scholle, in Topfversuchen die ganze kreisrunde Decke, abgesprengt

wird. Gelangen mehrere Samen gleichzeitig zur Keimung, so ist dem einzelnen Keimling natürlich die Arbeit erleichtert. Die stark gekrümmten Hypokotyle heben nachher den ganzen Erdblock in die Höhe. Ein einzelner Keimling vermochte eine Erdschicht von gleicher Ausdehnung und Mächtigkeit, wie die von mehreren (5) Keimlingen abgesprengte, nicht loszureißen. Als ich ihn nach langer Versuchsdauer befreite, fand ich ihn fast genau horizontal im Boden steckend, der Hypokotyl hatte noch die Lage wie beim Beginn der Keimung inne. Es war ihm nicht gelungen, die horizontal liegenden Keimblätter empor ins Erdreich zu drücken, und er wuchs daher in der angegebenen Richtung weiter. Eine geringe geotropische Krümmung — gering wegen des Bodenwiderstandes — ist die Folge der Lage des Keimlings. Der Stengel erreichte nur die Länge von 4,5 cm, gewann aber dafür die enorme Dicke von 10 mm. (Das sind extreme Werte.) Die gleichaltrigen etiolierten Hypokotyle waren ca. 20 cm lang und 4,5 mm dick. Wie das Wachstum der Keimlinge beweist, wurde der feste Boden noch komprimiert, indessen reichte der durch den einen Keimling ausgewirkte Gesamtdruck nicht hin, auf die ganze ihn bedeckende Erdmasse übertragen, zur Absprengung derselben von der darunter befindlichen zu führen [1])

Durch die Vergrößerung des aktiven Querschnitts wird die absolute Druckhöhe gesteigert. Da sich bei der Lupine wie bei *Phaseolus vulgaris* die höhere Gesamtenergie auf die gleiche, ja infolge der Pressung vielleicht kleinere Fläche des Gipfels überträgt — der widerstandbietende Querschnitt, d. i. derjenige der Kotylen, wächst nicht wie bei *Vicia Faba* proportional dem wirksamen Querschnitt —, ist jetzt der einzelne Punkt des Gipfels in den Stand gesetzt, einen höheren Druck gegen den Boden auszuüben als bei unverdicktem Stengel. Die Verdickung ist auch insofern von Vorteil, als sie den Stengel weniger leicht ausbiegen läßt, wozu ja im lockeren Boden der Luftkanal Gelegenheit gibt.

Auch *Ricinus communis* befindet sich bei der Keimung im Besitze eines großen seitlichen Anhängsels, des Endosperms. Während aber Keimblätter von ihrem hypokotylen Gliede mit

---

1) Dem Verhalten des Hypokotyls gegenüber interessiert das der Wurzel, die in ebendenselben festen Boden fast genau senkrecht und nur soweit verbogen, als Hindernisse es bedingten, nach abwärts drang und nur sehr wenig an Dicke gewann. Ihre Form macht sie auch ungleich geschickter für die zu bewältigende Arbeit.

hochgetragen werden müssen, weil sie mit ihm verwachsen sind, braucht gleiches mit dem Nährgewebe, das den Keimblättern nur innig angeschmiegt ist, nicht der Fall zu sein. In der Tat bleibt es bei hoher Erdbedeckung in der Tiefe liegen, der Hypokotyl zieht die Keimblätter aus ihm heraus, sowie der Boden dem Eindringen des mächtigen Gebildes Schwierigkeiten bereitet. Die kräftigen und gut versteiften Hypokotyle, deren Gipfel nach der Befreiung vom Endosperm eine relativ geringe Oberfläche besitzt — die Keimblätter sind dünn und legen sich in dem auch hier entstehenden engen Kanal in Falten —, bohren sich in lockeren Boden sehr schön gerade ein und bewältigen Schichten von 30 cm Höhe spielend. Die Pflanzen setzen nachher ihre Entwicklung fort. In einer 90 cm hohen Erdschicht durchmaßen sie 45 cm, und zwar wurde die Arbeit von dem Hypokotyle allein vollbracht, denn die Plumula kam nicht zur Entwicklung.

Ähnliche Leistungen konstatiert man an anderen epigäischen Keimern, deren Kotyledonen nicht zu groß sind. Der Hypokotyl von *Helianthus annuus* z. B. erlangte in einer 30 cm hohen Schicht 23 cm Höhe.

In den bisher beschriebenen Fällen standen den Pflanzen bei der Keimung nicht nur beträchtliche Nährstoffvorräte zur Verfügung, sie zeichneten sich auch — man darf wohl sagen dieserhalb — durch kräftige und daher ohne weiteres leistungsfähige Stengelglieder aus. Deshalb entsteht die Frage, wie sich Pflanzen mit geringen Vorräten und dünnem Keimstengel bei Tiefsaat bewähren werden. Ich wählte als Objekt

Brassica napus,

deren Habitus auf Keimlingsstadium bekannt ist. Die im Vergleich zu dem dünnen Hypokotyle sehr großen Keimblätter werden infolge der Nutation des ersteren rückwärts emporgezogen. Ist damit ein Stauen derselben gegen die Erde auch vermieden, so besitzt der eindringende Gipfel des Keimlings doch eine derartige Oberfläche, daß er im lockeren Boden einen weiten Kanal hinterläßt. Der Hypokotyl hätte daher nach oben Druck auszuüben, ohne seitlich gestützt zu sein. Seine geringe Dicke läßt das nicht zu. Er biegt aus, gelangt an einzelnen Stellen mit der Wand des Kanals in Berührung und gewinnt sich dadurch seitliche Stützpunkte, allerdings auf Kosten der erreichbaren Höhe. Allmählich bildet der Stengel

in der Erdröhre eine langgezogene Schraube. Die Pflänzchen dringen nun solange ein, als ihr Nährstoffvorrat es gestattet, in meinen Versuchen in eine 15 cm hohe Erdschicht 9 cm weit. Nachdem das Wachstum des Hypokotyls erloschen ist, kann die Nutation, wie es auch bei *Helianthus annuus* der Fall ist, noch auf den Stiel des nach oben gelegenen Keimblattes, der länger ist als der des unteren, übergehen. Er dringt ein Geringes mit herabgebogener Lamina ein. Die Pflänzchen sterben dann ab. Etiolierte Pflanzen, deren Nutation übrigens langsam verschwindet, wonach ihr Persistieren im Boden auf dessen Widerstand gegen das Aufkrümmen beruht, erreichen im Durchschnitt eine Maximallänge von 15 cm, worauf ebenfalls der Tod infolge Erschöpfung der Nährstoffe eintritt. Wenn die Pflanzen in der Erde kürzer bleiben, so hat das seinen Grund in einer gewissen Dickenzunahme des Keimstengels.

Ganz außerordentliche Verdickungen beobachtet man an Pflanzen aus festem Boden. Daß die zarten Keimlinge sich hier bedeutenden Formänderungen unterziehen, entspricht der Unmöglichkeit sich vorzustellen, wie das Einbohren mit dem großen, breiten Gipfel und dem dünnen Stengel vor sich gehen sollte. Erstlich wächst also der Hypokotyl auf Kosten seiner Länge ganz enorm in die Dicke; sein Durchmesser, bei etiolierten Pflanzen 0,6—0,9 mm, wird hier auf 1,7—2,0 mm befunden. Ferner wird das dünnbleibende, umgebogene Hypokotylende mit den Kotyledonen dem aufrechten verdickten Schenkel innig angeschmiegt, so daß ein Kanal nicht mehr entsteht. Das Verhältnis von wirksamem Querschnitt und widerstandbietender Fläche ist jetzt für die Pflanze viel günstiger geworden. Die Hypokotyle sind nach den verschiedensten Richtungen stark gekrümmt. Die erreichte Höhe betrug ca. 6 cm; infolge der Krümmungen sind die Pflanzen natürlich etwas länger. In manchen Fällen dringen die Keimlinge allerdings gar nicht in den festen Boden ein. Wenn dieser zuviel Widerstand bietet, gelingt es dem Hypokotyle nicht, die großen Keimblätter in ihn einzupressen. Er windet sich dann in der Umgebung derselben hin und her.

Die in hohen und festen Erdschichten erzielten Leistungen sind angesichts der Zartheit der Pflänzchen als relativ ansehnliche zu betrachten. Sie beweisen, daß die Pflanzen durchaus nicht verloren sein müssen, wenn außergewöhnlich ungünstige Verhältnisse an sie herantreten. Doch sinken natürlich die Leistungen mit abnehmender Größe der Keimpflänzchen, so daß nach Wollny (1884, S. 33) von dem sehr kleinsamigen Rotklee *(Trifolium pratense)*,

der aus 2,5 cm Tiefe 96 % der ausgesäten Samen auflaufen ließ, aus 5 cm nur noch 8 % und aus 7,5 cm kein Same mehr Keimstengel an die Oberfläche brachte.

Die Faktoren, die seitens der Keimlinge für das Eindringen maßgebend sind, werden durch die bisherigen Beispiele hinreichend gekennzeichnet. Grundbedingung für größere Leistungen sind gewisse Nährstoffreserven. Das weitere hängt im wesentlichen von der Beschaffenheit des Gipfels der Pflanze ab. Im übrigen verhalten sich die dikotylen Keimlinge bei abnormer Höhe der Erdbedeckung sehr gleichförmig. Denn ihr Entwicklungsgang besteht doch in der Hauptsache überall in Streckung der Internodien und Entfaltung der seitlichen Organe, und die Beeinflussung derselben durch den Boden ist eine rein mechanische. Weitere Schilderungen des Eindringens dikotyler Keimlinge in hohe Erdschichten würden wesentlich Neues nicht bringen. Deshalb gehe ich jetzt zu perennierenden Pflanzen über. Das folgende Beispiel reiht sich, was die Herstellung einer zweckdienlichen „Spitze“ betrifft, den bisherigen an.

Triebe aus den Knollen von *Solanum tuberosum.*

Während bei *Vicia Faba* die Krümmung des Epikotyls bereits im Samen vorgebildet ist, sind die eben sich streckenden „Augen“ der Kartoffelknolle gerade. Wenn also 10 mm lange Sprößchen im Boden gekrümmt sind, entsprechende etiolierte Triebe aber nicht, so ist die Ursache der Biegung der Widerstand, den der Boden dem Voranschieben des Sproßgipfels, der infolge der Behaarung und Fiederung der Blätter ziemlich rauh ist, entgegensetzt. Der Stengel schafft sich eine bessere „Spitze“, indem er seitlich ausbiegt und durch einseitig stärkeres Wachstum den Bogen herstellt. Nebenbei bemerkt tritt an etwas älteren, etiolierten Trieben spontan eine Nutation des Gipfels auf, die aber nie den Grad wie im Boden erreicht. Die Pflanzen verhalten sich im übrigen ganz wie *Vicia Faba*, speziell auch was die Blätter betrifft. Diese, im Dunkeln sehr klein bleibend, sind die einzigen Hemmnisse, die den Stengel am eigenen Körper im Strecken beeinflussen; Seitenäste werden nicht gebildet[1]). Da nun Nährstoffe

1) Solche hemmen natürlich auch nur dann, wenn sie sich zu einer Zeit entwickeln, wo der Hauptstamm noch unter ihrer Ursprungsstelle wachstumsfähig ist, und das dürfte meist nicht der Fall sein.

in der Knolle in Menge gespeichert sind, ist es nicht überraschend, wenn die Pflanzen durch 75 cm hohe Erdschichten hindurchdringen und sich am Licht weiter entwickeln (Fig. 6). Die Länge der sehr zahlreichen Stengelglieder ist geringer als diejenige der etiolierten, sie nimmt ab mit steigender Festigkeit des Bodens. Dafür erfährt die Dicke eine beträchtliche Zunahme und zwar auffälligerweise oben mehr als unten (Fig. 6). Die über dem Boden am Licht zuwachsenden Internodien werden sofort dünner. Das Ansteigen des Außenwiderstandes infolge Größerwerdens der Blätter scheint mir als Erklärung für die sehr viel größere Dicke der oberen Stengelglieder allein nicht auszureichen. Wenn es gestattet ist, eine durch Experimente nicht gestützte Vermutung auszusprechen, so hängt die Reaktion der höheren Stengelglieder auf Behinderung des Längenwachstums mit soviel stärkerem Dickenwachstum als die unteren damit zusammen, daß Berührung mit dem Boden, also Ausüben stärkeren Druckes für sie etwas ganz Abnormales ist. — Die in meinen Versuchen bewältigten Erdschichten von 75 cm Höhe stellen keine Maximalleistungen dar. Nach Wollny (1884, S. 20 f.) wurden solche von 85 cm durchbrochen. Die betreffenden Sprosse erreichten am Licht eine Länge von 16—41 cm, während die grünen Laubsprosse von flach ausgelegten Knollen 67—87 cm lang wurden. Bezüglich der Stolonenbildung und Knollenerträge der aus großer Tiefe aufgelaufenen Pflanzen verweise ich auf die Arbeit des genannten Autors.

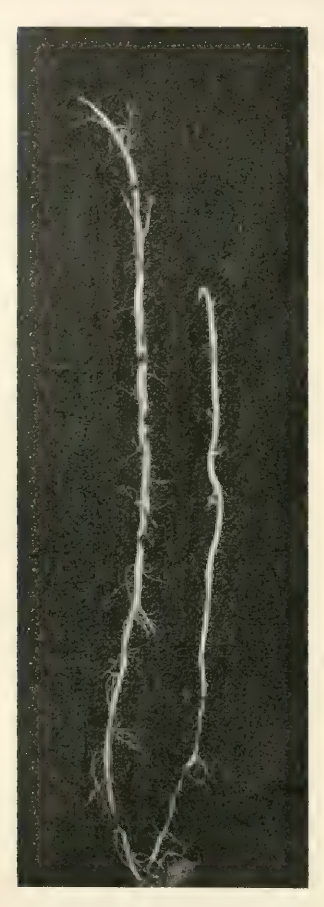


Fig. 6.

Blätter.

Gekrümmt durchbrechen auch Blätter zumeist den Boden, mögen die etiolierten Organe nutieren oder nicht. Die Spreite ist

trotz Rollung oder Faltung nicht fest genug, um beim Eingeschobenwerden in den Boden ihre Form zu bewahren; sie weicht leicht von der durch den Stiel gegebenen Achse seitlich ab, am Blattgrund, der Übergangsstelle von dem festeren Stiel zu der weniger festen Spreite und Rippe, bildet sich dann eine Biegung heraus, die sich im weiteren Verlaufe verstärkt, und schließlich wird die Spreite, völlig invers gestellt, rückwärts aus dem Boden emporgezogen, als nutierte der Stiel (Fig. 7)[1]). Die Arbeitsweise der Blätter bez. Blattstiele unterscheidet sich im übrigen von derjenigen nutierender Stengel in keiner Weise. Bei *Geranium pratense* habe ich an den grundständigen Blättern konstatiert, daß die Hemmung des Längenwachstums durch den Boden auch den Blattstiel zu kräftigem Dickenwachstum anregt. Die Stiele dringen ferner in die Erde senkrecht ein, während sie sich am Licht in Luft schräg nach außen wenden und eine breite Rosette bilden. Bei *Sanguisorba canadensis* und *Aegopodium Podagraria* liegen nach Massart (1903, S. 174) die Verhältnisse ähnlich, und hier kommt das vertikale Emporwachsen der Blattstiele in die Erde dadurch zustande, daß das autonome Auswärtsbiegen der Blätter bez. Blattstiele, durch das sie vom vertikalen Stamm resp. der Lotlinie entfernt werden, im Dunkeln sehr geschwächt wird und der negative Geotropismus mehr zur Wirkung gelangt. In ganz gleicher Weise dürfte das Verhalten der *Geranium*-Blätter zu erklären sein.



Fig. 7.

Während bei *Geranium* auch die etiolierten Blattstiele die Spreite durch eine Nutation herabbiegen, ist dieses nicht der Fall bei *Ficaria verna*. Die Spreite des einen Blattes der verschütteten Pflanze in Fig. 1 (rechts) wurde also zwangsweise herabgebogen.

---

1) Das Blatt von *Arum italicum* nutiert unter normalen Verhältnissen nicht, die gerollte Lamina steht vielmehr genau in der Verlängerung des Blattstiels. Das in Fig. 7 abgebildete Blatt hatte abnormalerweise in eine höhere Erdschicht eindringen müssen. Die Figur zeigt ein mittleres Stadium des mechanischen Biegungsprozesses.

Man kann auch in Fig. 1 (rechts) ein kurzes Blättchen erkennen, dessen kleine gerollte Lamina aufrecht steht. Es ist soeben aus der Scheide des längeren Blattes hervorgetreten und war dessen Stiel im Boden innig angeschmiegt. Bei weiterer Entwicklung wäre seine Spreite sicherlich noch verbogen und herabgedrückt worden. Die Fig. 1 macht die Bedeutung des Etiolements recht anschaulich. Der Lichtmangel im Boden ließ die Blattstiele stark in die Länge wachsen, so daß das eine Blatt das Licht erreichte. Die Spreiten blieben klein und gerollt, wodurch die Widerstandsflächen sehr vermindert wurden. Ferner wuchsen die Blätter im Boden vertikal in die Höhe, anstatt sich wie im Licht schräg nach außen zu wenden.

Alle bisher behandelten Pflanzen schufen sich eine günstige „Spitze“ dadurch, daß sie ihren mechanisch unvorteilhaften Gipfel mittels einer Krümmung des Stengelendes nach abwärts kehrten und ein glattes Bogenstück voranschoben. Nun ist gewiß nicht der nutierende Stengel, sondern der aufrechte Sproß der primäre Typ. Wir haben jenen vorangestellt, weil er bei Keimpflanzen der verbreitetste ist. Die Nutation, die doch mechanisch erzwungen werden kann, bleibt immer dann aus, wenn der Querdurchmesser der jüngsten Stengelglieder im Verhältnis zur Fläche des Gipfels zu groß ist. Derartige Triebe lassen ihren Gipfel nicht umbiegen, sondern dringen aufrecht in den Boden und bedürfen daher zum Schutze ihres Vegetationspunktes besonderer Vorrichtungen, bezüglich derer ich auf die Arbeiten von Areschoug und Massart verweise. Die verbreitetste Art dieses Schutzes ist die dachziegelartige Überdeckung des Sproßgipfels durch schuppige Blätter. Im Prinzip gehören auch die Pflanzen mit gegenständigen Blättern hierher. In welcher Weise diese Blätter, die nur in der Zweizahl vorhanden und nie sehr weitgehend reduziert sind, der Aufgabe, mechanische Spitze und Schutzorgane für die zarten Bildungen am Sproßscheitel abzugeben, gerecht werden, soll an *Dahlia variabilis* gezeigt werden.

Dahlia variabilis.

Die jungen Dahlientriebe sind krautiger Beschaffenheit und wie Meißel geformt. Ihre gegenständigen Blätter, die eine so wichtige Aufgabe zu erfüllen haben, sind ganz klein und auf den Stiel reduziert. Betrachten wir das Paar, welches eben den Gipfel

einnimmt, so sehen wir die Stiele senkrecht stehen und sich mit den Spitzen berühren. Auf der dem Stengel zugewendeten Seite rinnig vertieft, schließen sie einen Hohlraum ein, der von dem übrigen jungen Triebe erfüllt wird. Streckt sich das über dem betreffenden Blattstielpaar bez. Knoten befindliche, anfangs von jenem umschlossene Internodium, so weichen die beiden Stiele auseinander, und das übernächste und alle höheren unentwickelten Internodien sind jetzt vom folgenden, senkrecht zur Ebene des vorigen angeordneten Paare umschlossen usf., so daß immer die eng zusammengeschmiegten, später durch die ineinander geflochtenen Spreiten noch inniger verbundenen Stielspitzen vorangeschoben werden. Worauf beruht nun die Vertikalstellung der Blattstiele, die man doch sonst schräg vom Stengel abstehen zu sehen gewöhnt ist? Daß die Dunkelheit die Vertikalstellung begünstigt, geht daraus hervor, daß die Blattstiele etiolierter Pflanzen niemals so schräg zum Stengel orientiert sind wie diejenigen der Lichtpflanzen. Gleichwohl ist sie nicht alleiniger Faktor, denn am Gipfel der Lichtpflanzen stehen die jungen Stiele ebenfalls senkrecht. Die Vertikalstellung ist somit eine Jugenderscheinung und aus der Art und Weise zu erklären, wie die Blätter am Vegetationspunkte angelegt werden. Das Licht beschleunigt das Schrägrichten. Übrigens sind die Spreiten am Gipfel der Lichtpflanzen schon ziemlich groß, während sie im Dunkeln, auch später, sehr klein bleiben. Für das Durchbrechen ist das natürlich von Vorteil.



Fig. 8.

Die in Fig. 8 abgebildeten Triebe haben in dem hohen Holzkasten eine Erdschicht von $^3/_4$ m Höhe durchdrungen. An ihnen

fällt die Kürze und große Dicke der Internodien auf, wenn man sie mit denen etiolierter Pflanzen vergleicht. Diese Gestaltsveränderung der Stengelglieder ist selbstverständlich auf die mechanische Hemmung des Längenwachstums durch den Boden zurückzuführen. Übrigens sind die unteren Internodien etwas dünner als die oberen. Was die einzigen lateralen Bildungen, die Blätter, betrifft, so lassen sie die Folgen der von ihnen erfüllten Funktion nachträglich daran erkennen, daß ihre Spreiten arg zerrieben, ja ganz geschwunden sind. Beim Wegräumen der Erde findet man die Stiele nicht dem Stengel anliegend, sondern schräg aufwärts in den Boden gedrungen. Bei den Blattstielen in Luft kommt die Schrägstellung durch stärkeres Wachstum der Innenseite des Stiels und einfaches Auswärtswenden zustande. Das letztere gestattet der Boden, welcher der ganzen Außenfläche des Stiels anlagert, keinesfalls. Vielmehr ist die Stellung der Stiele im Erdreich folgendermaßen entstanden: Sowie sie von dem über ihrem Knoten stehenden sich streckenden Internodium auseinandergedrückt werden, bietet sich der Erde Gelegenheit, sich zwischen Stengel und Blattstiel einzudrängen. Schon hierdurch wird eine gewisse Schrägstellung erzielt. Indem nun das unter den Stielen gelegene Internodium sich noch ein wenig streckt, werden sie weiter passiv schräg nach oben in den Boden geschoben. Das eigene Wachstum führt sie dann noch tiefer hinein. — Das Eindringen der Sprosse in die hohen Erdschichten geht im großen und ganzen senkrecht vonstatten. (In Fig. 8 sind sie etwas auseinandergelegt.) Mechanisch wirken sie im Prinzip wie Wurzeln. Adventivwurzeln längs der Knoten wie bei *Solanum* wurden nicht gebildet. Pflanzen aus sehr widerstandsfähigem Boden zeichnen sich durch ganz außerordentliche Kürze und besondere Dicke ihrer Stengelglieder aus, die auch nicht genau senkrecht aufeinander stehen und infolgedessen den Stiel mehr oder weniger zickzackförmig gestaltet erscheinen lassen. Von den Blattstielen bleiben hier nur Stummel erhalten.

Fragt man sich, was den Dahliensprossen das gute Eindringen ins Erdreich ermöglichte, so sind das zunächst ganz zweifellos die reichen, auch bei Lichtabschluß zur Verfügung stehenden Nahrungsmengen, die in den Knollen angehäuft sind. Dann aber ist es vor allem die relativ geringe Oberfläche der eindringenden Spitze, die ihrerseits von der Vertikalstellung der Blattstiele sowie dem Kleinbleiben der Spreiten infolge Etiolements herrührt. Als weiterer Vorteil ist zu beachten das Fehlen von Seitenzweigen, in deren

Achseln sich bei ihrer passiven Vorwärtsbewegung durch das darunter befindliche wachsende Stengelglied der Hauptachse die Erde staute, wodurch umgekehrt das Stengelglied am Strecken gehemmt würde. Allerdings findet das gleiche mit den Blattstielen statt, jedoch erst zu einer Zeit, wo das Internodium seine Wachstumstätigkeit in der Hauptsache zu Ende geführt hat. Schließlich ist als sehr wesentlicher Ursache der Kürze der wachsenden Region und ihrer geringen Entfernung von der eindringenden Spitze zu gedenken. Angesichts der günstigen Beschaffenheit der letzteren ist ein präzises Eindringen hiernach sicher verbürgt. Die Wichtigkeit des letztgenannten Punktes erhellt, wenn man sich vorstellt, die Internodien und Blätter würden nicht von einem apikalen, sondern einem basalen Vegetationspunkt gebildet. Dann würden also die Sprosse, wie Fig. 8 sie zeigt, von einer Kraft vorwärts getrieben, die in der Nähe der Knolle wirkte. Die Pflanzen könnten unter solchen Umständen unmöglich die Leistungen vollbringen, die sie tatsächlich vollbracht haben.

Humulus Lupulus.

Das Eindringen in höhere Erdschichten geht mit herabgebogenem Gipfel vonstatten. Zunächst allerdings bohrt sich der zarte, wie eine Wurzel geformte Trieb 1 – 3 cm weit aufrecht ein. Zu dieser Zeit sind die Internodien noch kurz und ihrer ganzen Länge nach von Nebenblättern umringt und gestützt, die in den basalen Regionen der Sprosse zu einer kurzen, oben offenen Röhre verwachsen sind. Später biegt das jüngste sich streckende Internodium aus und läßt den Gipfel nach abwärts drücken, weil es sehr wenig steif ist und einen kleineren Querschnitt besitzt als dieser, also relativ stark am Strecken gehemmt wird und doch nicht, infolge Entstehung eines feinen Kanals, seitlich gestützt ist. Daß der Bogen durch mechanischen Zwang entsteht, geht daraus hervor, daß entsprechend alte, 4 cm lange etiolierte Triebe eine Nutation des Gipfels vollständig vermissen lassen oder ihn nur ganz minimal von der Lotlinie abweichend zeigen. Dasselbe gilt von älteren Sprossen.

Über eine Freilandpflanze wurde vermittels einer Tonröhre eine 55 cm hohe Erdschicht gebracht. Die Sprosse drangen durch sie hindurch und entwickelten sich am Licht weiter. Ich war von diesem Ergebnis sehr überrascht. Schienen doch die Triebe mit ihren langen dünnen Internodien zu derartigen Leistungen durchaus nicht befähigt zu sein. In der Tat ist der Habitus der Pflanzen

ganz wesentlich verändert, so, daß die vollbrachten Leistungen verständlich sind (Fig. 9). An Stelle langer und dünner Internodien sieht man kurze und dicke. Es beeinträchtigt hier ein verhältnismäßig geringer Widerstand — der eindringende Bogen besitzt eine kleine Oberfläche, und der Boden war locker — das Längenwachstum sehr stark, wodurch korrelativ das Dickenwachstum in entsprechendem Maße gefördert wird. Ans Licht gelangt, setzen die Triebe die Dicke ihrer Stengelglieder sofort herab. Die Blattstiele stehen, sofern sie nicht abgestorben sind, schräg in der Erde. Die infolge Etiolements sehr klein gebliebenen Spreiten sind herabgebogen. An etiolierten Pflanzen stehen die ganz jugendlichen Blätter völlig aufrecht im Schutze der Nebenblätter, deren Ränder sich über sie hinweglegen. Der Stiel streckt sich dann, biegt die Spreite aber nicht durch Nutation nach abwärts. Mit der Zeit wendet er sich ein wenig nach außen, jedoch niemals soweit, wie er es am Licht tun würde. Die Herabbeugung der Spreite erfolgt nach dem Gesagten mechanisch und zwar bereits in dem Moment, wo das unter dem Blatt befindliche Internodium sich geradestreckt, ganz wie bei den Blättern von *Vicia Faba.* Der Blattstiel ist zu dieser Zeit noch ganz kurz. Das gleiche Schicksal wie den Spreiten widerfährt den Nebenblättchen. Wenn das Internodium sich ausgestreckt hat, führt das Wachstum des Blattstiels die herabgebogene Spreite schräg aufwärts in den Boden. Die Widerhaken, die der normalen windenden Pflanze an der erfaßten Stütze einen festeren Halt gewähren, werden im Boden wie bei grünen und etiolierten Pflanzen ausgebildet. Sie müssen den Stengel im Erdreich ja am Strecken behindern. Wenn man daher erwartet hatte, daß ihre Ausbildung im Boden etwa infolge Kontaktreizung unterbleiben würde, so sieht



Fig. 9. *Humulus Lupulus.* *A* = etiolierter, *B* = in hoher Erdschicht erwachsener Sproß. Verkl.

man sich also getäuscht. Es ist aber zu bedenken, daß die Erhärtung der Haken erst auf gewisser Altersstufe erfolgt, zu einer Zeit, wo das betreffende Internodium sein Wachstum bereits eingestellt hat, und im Dunkeln scheinen sie überhaupt etwas kleiner und weicher zu bleiben. Die durch sie bewirkte Hemmung kann also nicht übermäßig sein. Übrigens werden Widerhaken auch an der Basis der Sprosse, die normalerweise mit dem Erdboden in Berührung kommen kann, ausgebildet. Dem Stengel entspringen allerorts reichlich Adventivwurzeln.

Die Umwandlung der langen, dünnen, windenden Stengelglieder in kurze, dicke, (zum Winden jedenfalls wenig befähigte) ist eine interessante, unmittelbar bewirkte Anpassung an die veränderten Außenbedingungen. Die große Ausdehnung der wachsenden Zone, die bei Hemmung der Verlängerung die Gefahr des Ausbiegens erhöht, läßt das normale, wenig steife Stengelglied zu einem präzisen Eindringen in ein Widerstand bietendes Medium nicht sehr geeignet erscheinen, um so weniger als mehrere Internodien sich gleichzeitig strecken. Dagegen bezeugt das Versuchsergebnis, daß die Stengelglieder infolge ihrer Verkürzung, die natürlich auch von einer Verkürzung der wachsenden Region begleitet ist, und ihrer Verdickung, die das Ausbiegen des weiteren erschwert, den an sie gestellten Anforderungen jetzt vollständig gewachsen sind.

Die Leistungsfähigkeit muß beeinträchtigt werden durch das Hohlwerden der Stengel. Doch scheint sich dasselbe durch den allseitigen Druck im Boden zu vermindern. Die Triebe wiesen statt eines rundlichen Hohlraums nur radiale Spalten im Mark auf. — Einen geringeren Durchmesser als bei etiolierten Sprossen besaß die Markhöhle der Triebe von *Polygonum sachalinense*, die eine 40 cm hohe Erdschicht durchdrungen hatten. Für die Allgemeingültigkeit dieser Beobachtungen, die einer Nachprüfung bedürfen, weil sie nur an der geringen Anzahl von Sprossen gemacht sind, die sich in einer Tonröhre entwickelt hatten, spricht, daß die untersten Internodien, die normalerweise in die Lage kommen können, Druck ausüben zu müssen, sich weniger höhlen als die oberen Internodien.

In den bisherigen Beispielen haben wir spezielle Organe für das Durchbrechen nicht angetroffen. Es läßt sich vermuten, daß Pflanzen, die solche Organe bilden, abnormalen Verhältnissen wenig gewachsen sein werden. Denn diese Organe dürften deshalb ent-

wickelt werden, weil dem umhüllten Sproß mechanische Eigenschaften, wie sie zum Eindringen in den Boden erforderlich sind, abgehen oder weil das Eindringen in die Erde mit großen Schädigungen für ihn verbunden wäre, (womit nicht gesagt sein soll, daß jene spezialisierten Organe nicht noch andere als mechanische Funktionen erfüllten).

Sehr verbreitet ist die Bildung schuppiger Niederblätter, die den Sproß in sich bergen und ihn durch eigenes und ihrer Internodien Wachstum ans Licht befördern. So liegen die Verhältnisse bei

Paeonia officinalis,

deren junge Triebe im Garten eine etwa 5 cm hohe Erdschicht zu durchdringen haben. Sie sind spitzknospenförmig gestaltet, indem die ersten 4—5 wechselständigen, dicht gedrängten Blätter als pergamentartige Schuppen ausgebildet sind, deren Größe von unten nach oben zunimmt. Der eigentliche, Laubblätter und Blüte tragende Sproß ist völlig von ihnen umhüllt und kommt mit dem Boden kaum in Berührung. Denn die obersten Knospenschuppen werden lang genug, um ihre Spitzen über die Erdoberfläche zu erheben. Die Internodien der Schuppen strecken sich dabei nur wenig. Immerhin wird dadurch bewirkt, daß die Schuppen, welche anfangs dicht aufeinandersitzen und quasi ineinandergeschachtelt sind, sukzessive auseinander gleiten, wobei die Ränder jeder unteren von der nächst oberen auseinandergedrückt werden. Lange kann man im Winter und zeitigen Frühjahr die Spitze der obersten und längsten Schuppe aus dem Boden hervorragen sehen. Sie wird von dem aus Blattspreiten bestehenden aufrechten Gipfel des umhüllten Sprosses auseinandergetrieben, wenn die steigende Temperatur ihn zum Strecken veranlaßt. Der Sproß entwickelt sich nun in Luft weiter und erreicht am Licht mächtige Dimensionen in der Breite durch die großen Blätter mit äußerst kräftigen Blattstielen. Im Dunkeln bleiben die Spreiten zwar klein, die Blattstiele jedoch geben auch hier den Stengelgliedern an Dicke wenig nach und übertreffen sie an Länge. Diese Stiele sind es, die die Pflanzen in hohe Erdschichten äußerst schwierig eindringen lassen. Ich verzichte auf eine Schilderung des Hergangs des Eindringens, weil eine solche mangels direkter Beobachtung angesichts des komplizierten Habitus der Pflanzen mit zuviel Unsicherheiten behaftet sein würde. Jedenfalls gewähren die aus der Röhre befreiten Pflanzen einen ganz bizarren Anblick: Die unteren Inter-

nodien und Blattstiele sind aufs ärgste verbogen, die oberen samt der Blüte nach abwärts statt aufwärts in den Boden gedrungen, offenbar erst rein mechanisch in die dazu nötige Inversstellung gebracht, die Stengel weisen an den Stellen stärkster Biegung Längssprünge auf usf. Die Pflanzen erreichten die immerhin ansehnliche Höhe von 28 cm (im Maximum) allein durch die robuste Kraft der dicken Stengelglieder, die auch einen hohen Widerstand bewältigt. Der Widerstand rührt, wie gesagt, vornehmlich von den seitlichen Organen, den Blättern, her, in deren Spreiten und Stielachseln sich bei ihrer passiven Vorwärtsbewegung die Erde staut. Daher resultieren die Verbiegungen der unteren und die Inversstellung der oberen Internodien und Blätter.

Schutzeinrichtungen sind auch meist dort anzutreffen, wo Blütensprosse über den Boden geschafft werden müssen; denn Blüten sind in der Regel gegen äußere Unbilden besonders empfindlich. In ganz ähnlicher Weise wie *Paeonia* ihre Sprosse bringt *Petasites spurius* (Fig. 10) seine Blütenstände, später auch die Laubsprosse ans Licht. Außen lederartige, innen schwammige lange Niederblätter hüllen sie ein und befördern sie nach oben, indem ihre Internodien sich sukzessive strecken. Ein Versuch mit hoher Erdbedeckung mißglückte leider, weil die unterirdischen Triebe unter der übergestülpten Tonröhre hinwegwuchsen, nicht in sie eindrangen. Indes erlaubt die Tatsache, daß die Blütenstände beim normalen Durchbrechen durch besondere Organe vor der Berührung mit dem Boden bewahrt werden, den Schluß, daß ihr Eindringen in Erde ähnlich schlecht ablaufen werde wie das der Hyazinthenblütensprosse, das wir noch kennen lernen werden.



Fig. 10.

Lathraea squamaria

fehlen spezielle Schutzorgane, es sind hier tatsächlich die Blütenstände selbst, welche ins Erdreich eindringen. Zur Feststellung

ihrer Leistungsfähigkeit hohen Erdschichten gegenüber bedarf es gar nicht künstlicher Versuche, weil die Blütensprosse sich im Freien häufig aus Tiefen von 15—20 cm, in welchen der schuppenbesetzte Stamm sich befindet, hervorarbeiten müssen. Der Blütenstiel schiebt seine Blütentraube nicht aufrecht in das Erdreich — das würde ohne starke, rein mechanisch erfolgende Schädigung der Einzelblüten keinesfalls abgehen, obschon diese den Verhältnissen des Erdreichs, speziell der Feuchtigkeit desselben, sicherlich besser angepaßt sind als die von *Petasites* und der noch zu besprechenden Hyazinthe —, sondern biegt sie, nutierend wie die Keimlinge, nach abwärts; die am Ende des Sprosses dicht gedrängten Blüten werden alle nach einer Seite gewendet, und das Stengelstück, das sie trägt, rollt sich ein. Die Blüten sind ferner durch je ein Deckblatt geschützt, das sich über sie hinweglegt. Die gegen den Boden drückende Fläche ist also ziemlich glatt, ihre Größe jedoch, obschon der blütentragende oberste Stengelabschnitt dünner ist als die übrigen Partien, recht ansehnlich, so daß das Eindringen jedenfalls einen außerordentlichen Energieaufwand erfordert und nur möglich ist, weil der Stiel sehr dick ist, also einen hohen absoluten Druck zu erzeugen vermag. Trotz seines großen Durchmessers erweist er sich in den meisten Fällen stark gekrümmt, ja spiralig gewunden. Große Höhlen im Boden zeugen davon, wie gewaltige Erdmassen der gebogene Gipfel beim Eindringen fortschob. Die mechanischen Verhältnisse liegen ganz wie bei der Lupine. Der gekrümmte Stengel ist mannigfach verletzt und weist Falten auf der Konkavseite der stärksten Krümmungen auf. Übrigens sind die Sprosse oben, unterhalb der Rollung, meist dicker als unten. Vielleicht ist die Dickenzunahme auf stärker werdende Behinderung des Längenwachstums bei allmählicher Vergrößerung der Blütentraube zurückzuführen. Das Durchbrechen der Sprosse ist dadurch erleichtert, daß der Boden, in dem *Lathraea* gedeiht, feucht und daher nachgiebig ist, ferner dadurch, daß sie dicht gedrängt stehen, so daß der Durchbruch seltener von einem einzelnen Sproß als von einer großen Anzahl gleichzeitig und auf engem Raume vollzogen wird. Wie andererseits zufällige Hindernisse im Boden für die Triebe verhängnisvoll werden können, lehrt die folgende Beobachtung: Einige Blütensprosse hatten sich in dem Wurzelgewirr, das den Boden durchzog, mit dem Gipfel verfangen. Da die Stengel noch in die Länge wuchsen, hatten sie seitlich ausbiegen und schließlich zerbrechen müssen, ganz ähnlich wie der Hypokotyl von *Phaseolus vulgaris*.

Wir gingen bei der Betrachtung der Pflanzen, die den Boden mit nutierendem Gipfel durchbrechen, noch nicht auf die Wachstumsverhältnisse in dem Bogen ein. Das soll später gesondert geschehen. Doch wird man sich von vornherein über die außerordentliche Bedeutung der Beschaffenheit derselben für ein günstiges Durchbrechen klar gewesen sein. Ganz besonderer Art muß nun die Wachstumsverteilung bei der Entfaltung der gerollten Farnblätter sein. Es erhob sich die Frage, wie sie dieselben zum Eindringen befähige. Als Objekt wählte ich

Aspidium filix mas.

Die jugendlichen Blätter überdauern den Winter, nach dessen Ablauf sie sich entfalten, oberirdisch eng zusammengerollt und mit einem dichten Pelz von Spreuschuppen versehen. Zum Versuch wurden Anfang Februar über zwei Stöcke Tonröhren gesetzt, wovon die eine 55 cm hoch mit Erde gefüllt, die andere nur lichtdicht verschlossen wurde. Ende Mai fand die Öffnung der Röhren statt.



Fig. 11.

Die etiolierten Blätter (Fig. 11 *A*) sind ca. 60 cm lang und sehen grün aus. Die Fiederblättchen sind klein geblieben und etwas eingerollt, an den unteren, älteren Spindelpartien sind sie abgefallen. Die Blattspitze weist noch eine schneckenförmige Einrollung auf. Die Abschnitte der Spindel zwischen je zwei aufeinander folgenden Fiedern sind etwas länger als bei den normalen, belichteten Blättern.

In der mit Erde gefüllten Röhre war die Erde ganz locker. Trotzdem erwiesen sich die *Aspidium*-Blätter (Fig. 11 *B*) ziemlich stark verbogen und nicht höher als 20 cm gelangt, obschon also die gleichaltrigen etiolierten Blätter 60 cm lang waren. Dabei ist der Blattstiel bezw. die Blattspindel kräftig, im Boden sogar durchschnittlich dicker als in Luft. Die Fiederblättchen sind größtenteils von der Spindel abgefallen oder abwärts gedrückt. Der Gipfel, sonst spiralig gerollt, ist lang aufgewickelt, ausgenommen die äußerste Spitze, und nach unten gerichtet, so daß sich im großen und ganzen das Bild eines nutierenden Keimstengels ergibt.

Immerhin wird die Leistung der Blätter den überraschen, der nur das vollentwickelte grüne Blatt mit seiner großflächigen Spreite im Auge hat. Vergegenwärtigt man sich aber die Form des etiolierten Blattes mit seiner langen, ziemlich kräftigen Spindel, an der die kleinen Blättchen nur geringfügige Hemmnisse sind, so fragt man umgekehrt nach den Ursachen, die sein Eindringen, aus den Krümmungen zu schließen, so erschwerten und ihm ein so frühes Ziel setzten. Außer der gewiß nicht kleinen Oberfläche des gerollten Blattendes, die ja aber durch die Aufwickelung reduziert wird, dürfte die Wachstumsverteilung mit als Ursache zu berücksichtigen sein. Das Geradestrecken der gekrümmten Spindelabschnitte erfolgt natürlich durch stärkeres Wachstum der konkaven Seite. Doch scheint der Ausgleich des Längenunterschiedes der betreffenden gegenüberliegenden Seiten wenig energisch zu erfolgen und sich dazu gleichzeitig über ein sehr langes Spindelstück zu erstrecken. Das muß aber im Boden den Übergang in die vertikale Lage außerordentlich erschweren; denn je länger ein Stück ist, das sich aus gekrümmtem Zustande geradestreckt, desto größer ist die Fläche, die gegen den Boden drückt. Oft genug wird daher die völlige Geradestreckung nicht realisiert werden, und so glaube ich die Krümmungen der Spindel, wie sie auch die Figur zeigt, teilweise erklären zu müssen. Bei den dikotylen Keimlingen, die normalerweise mit einem Bogen die Erde durchdringen und auch abnorm hohen Schichten gegenüber nicht versagen, wie wir gesehen haben, trifft man denn auch eine viel günstigere Wachstumsverteilung, vor allem sehr energische Wachstumsdifferenzen auf den gegenüberliegenden Flanken an.

Bei dem Strecken der Spindel wird die gerollte Blattspitze ins Erdreich gedrückt. Dabei legt sich die Erde in die Unebenheiten und Buchten der Seitenflächen derselben, hält sie dort fest und erzwingt so allmählich die Aufwickelung. Wir haben es mit einer rein mechanisch bewirkten Oberflächenverminderung zu tun. Deshalb stellte sich auch die Einrollung nach einiger Zeit wieder her, als die abgeschnittenen Blätter in eine verdunkelte feuchte Kammer gebracht wurden.

Die Aufrollung der Blattspitze im Boden, im Falle *Aspidium* eine abnormale Erscheinung, gewinnt an Interesse, wenn man ihr, besser dem Mangel einer Rollung als normaler Eigenschaft bei denjenigen Farnblättern begegnet, die stets eine Erdschicht gewisser Höhe durchbrechen müssen, weil das Rhizom nicht an die Erd-

oberfläche tritt. So bei *Pteridium aquilinum*, dessen Blätter aus ca. 5 cm Tiefe und mehr hervorgehen. Die Lamina ist hier ihrer ganzen geringen Länge nach scharf auf den Stiel herabgebogen und von Haaren überdeckt (vgl. Sachs, 1874, Fig. 301, S. 425). Der Mangel der bei Farnen sonst üblichen Rollung ist nach den bei *Aspidium* gemachten Erfahrungen ungezwungen mit dem Zwecke der Verminderung der widerstandbietenden Fläche zu erklären. Nach dem Übertritt in die Luft verbreitert sich der Bogen zwischen Stiel und Lamina, die sich jetzt infolge der Belichtung stärker entwickelt, sehr, und eine ganz leichte Einrollung wird bemerkbar. Ist ein solches Blatt genötigt, den Weg durch ein dichtes Gewirr von abgestorbenem Laub und Gräsern, das dem Lichte doch den Durchgang gestattet, zu nehmen, so bleibt die Lamina dem Stiele nach Maßgabe der mechanischen Pressung mehr oder weniger eng angedrückt.

II.

Monokotyle Pflanzen.

Auf die Bedeutsamkeit des Ortes der Unterbringung des Wachstumsherdes wurde oben hingewiesen und gezeigt, warum basales Wachstum für das Eindringen in den Erdboden mit Biegungsfestigkeit des betreffenden Organs oder Sprosses verbunden sein muß. Diesem Punkte, insbesondere den Mitteln zur Erzielung der Biegungsfestigkeit und ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, wird fürderhin unsere Aufmerksamkeit vor allem zu gelten haben. Wir beginnen wieder mit Keimpflanzen und zwar Gräsern, deren Keimungsweise bekannt ist. Von landwirtschaftlicher Seite sind an den Getreidearten die ausgedehntesten Versuche mit verschiedenen Saattiefen angestellt worden. Jedoch ist in den betreffenden Arbeiten von einer eingehenderen Schilderung des Verlaufs des Eindringens der Pflanzen in höhere Erdschichten und des Verhaltens der einzelnen Organe dabei, wie sie im folgenden beabsichtigt ist, nicht mehr zu finden als etwa die folgende kurze Charakteristik Ekkerts (1873, S. 40): „Internodien sowie Blätter der Pflanzen größerer Tieflagen waren in verschiedener Weise hin- und hergebogen, nicht selten plötzlich geknickt.“ Die morphologischen bezw. mechanischen Ursachen für das Versagen der Pflanzen bei größerer Saattiefe wurden noch nirgends dargelegt. In den Arbeiten Ekkerts,

Wollnys und Kraus' interessieren vor allem und mit Recht die Bewurzelungs- und Bestockungsvorgänge, von denen der Ernteertrag abhängt, Fragen also, die hier völlig zurückstehen und bezüglich derer ich auf die genannten Arbeiten verweise.

Secale cereale.

Der Roggen entwickelt wie alle Gräser für den Durchbruch durch den Boden ein spezielles Organ, die Kotyledonarscheide, auch Keimscheide und Koleoptile genannt (vgl. Goebel, 1900, II. Teil, S. 602f.), weil den übrigen Organen, insonderheit den Laubblättern, Eigenschaften, wie sie zum Einbohren in das Erdreich erforderlich sind, nur in geringem Maße zukommen. Sie bedürfen eines glatten Kanals, der sie unbeschädigt und unverbogen ans Licht geleitet. Diesen Dienst leistet ihnen die Keimscheide, die eine ziemliche Steifheit besitzt und auch einen ansehnlichen Druck auszuüben vermag. Sie wächst fast in ganzer Ausdehnung, am stärksten 1½—2½ cm rückwärts von der Spitze, die zuerst auswächst (vgl. Schellenberg, 1902, S. 255). Ein längerer, leistungsfähiger Mesokotyl wird bei *Secale* nicht gebildet, er erreicht höchstens 1—2 mm Länge. Die von der Kotyledonarscheide überhaupt erreichbare Länge wird im Hinblick auf die unzureichende Festigkeit der später aus ihr heraustretenden Vegetationsorgane für die Pflanze umso wichtiger werden, je tiefer das Samenkorn gelegen ist. Deshalb ist zu betonen, daß die Scheide sich in der Dunkelheit viel stärker streckt als am Licht und von den umhüllten Organen später, bei einer zwischen 3 und 7 cm variierenden Länge durchstoßen wird, während am Licht dasselbe schon bei ca. 1 cm Länge der Scheide erfolgt. Die Koleoptile wächst in beiden Fällen nachher weiter und erreicht im Dunkeln eine Endlänge von 8—10 cm, im Licht von 2,5—4,0 cm. Die Laubblätter stehen innerhalb der Koleoptile zusammengerollt und vertikal. Nach der Befreiung aus der Scheide breitet sich die Blattfläche am Licht an der Spitze beginnend aus, um sich später schräg zur Vertikalen zu stellen. Im Dunkeln treten beide Erscheinungen ebenfalls, doch in geringerem Grade auf, die schmale Spreite bleibt an den Rändern leicht gerollt. Die Blattscheide bewahrt ihre Rollung und infolgedessen ihre Vertikalstellung unter allen Umständen.

Nach Wollny (1884, S. 24ff., Tab. 2—8) liegt für Roggen die günstigste Saattiefe, nach dem Prozentsatz der aufgehenden

Pflanzen und dem Ertrag geurteilt, zwischen 2,5 und 5,0 cm. Da die Keimscheide im Dunkeln eine Länge von 8—10 cm zu erreichen vermag, genügt ihr Wachstum, diese Erdschicht zu durchbohren. Die Scheide erhebt sich, ans Licht gelangt, noch ca. 2 cm über das Bodenniveau und stellt dann ihr Wachstum ein. Das erste, zusammengerollte Laubblatt, welches jetzt seitlich aus der Spitze der Koleoptile hervortritt, kommt also mit dem Boden nicht in Berührung. Das muß eintreten, wenn das Samenkorn tiefer im Boden liegt als 10 cm, oder auch, wenn bei geringerer Tiefe die Pflanze von Erde umgeben belichtet wird, was dadurch geschehen kann, daß man die Keimung hinter einer Glaswand vor sich gehen läßt. In beiden Fällen wird man die Leistungsfähigkeit des eigentlichen Sprosses im Boden studieren können. Der Vergleich wird einer Bewertung des Lichtmangels im Boden gleichkommen.

Gehen wir zunächst auf den ersten, natürlicheren Fall ein. Die horizontal ausgelegten Körner wurden mit einer Erdschicht von 20 cm Höhe überdeckt. Bei der genannten Lage des Samens führt die Keimscheide eine negativ geotropische Krümmung aus und bohrt sich dann senkrecht ein. Dem Licht entzogen, entfaltet sie ihre höchste Streckungsfähigkeit und bewältigt eine Schicht von 8—10 cm. Beim Nachlassen ihres Wachstums tritt das erste Laubblatt, eine dünne Röhre, die den übrigen Halm in sich birgt, hervor, um der Arbeit des Durchdringens weiter obzuliegen, und zwar aktiv, durch eigenes Wachstum. An ihr nimmt natürlich auch das 1. Internodium teil. Das Blatt wächst basal, die Spitze schließt ihr Wachstum zuerst ab und verhält sich völlig passiv. Hier ist also der Fall einer größeren Entfernung des Angriffsortes der Kraft von der eindringenden Spitze gegeben, und es muß sich nun zeigen, ob das Blatt die nötige Festigkeit besitzt, um sein Wachstum total zu geradem, vertikalem Eindringen verwerten zu können. Da es den ganzen übrigen zarten Sproß umschließt, hängt dessen Schicksal völlig von dem seinen ab. Das erste Laubblatt rollt sich nach dem Heraustreten aus der Keimscheide gar nicht auf, das verhindert die umliegende Erde. Bei der Art seines Wachstums hängt nun die Höhe seines Vordringens durchaus von der größeren oder geringeren Homogenität des Bodens ab. In sehr homogenen Boden, künstlich durch feines Sieben herstellbar, dringt das Blatt schön gerade und hoch ein. In Erde von natürlicher Beschaffenheit, die also reichlich vermengt ist mit Steinen, festen Resten von Pflanzen und sonstigen Hindernissen, spielt der Zufall beim Auflaufen eine

große Rolle. Die passiv vorwärts geschobene Blattspitze bohrt sich solange ein, bis sie auf irgend ein Hemmnis stößt. Ist dies geschehen, so wird sie durch den Druck der nachdrängenden Blattpartien zum Ausbiegen veranlaßt. Bei geringem Grade desselben sind nur sämtliche unterhalb der Spitze gelegenen und nachgeschobenen Regionen des Blattes zur Wiederholung ebenderselben Krümmung gezwungen, während die Spitze sich in der neu eingeschlagenen Richtung fortbewegt, so daß mit zunehmender Länge des Blattes die Abweichung von der Vertikalen immer deutlicher wird. Eine geotropische Korrektion ist ja ausgeschlossen. Die unteren Teile der Spreite und zumal die Blattscheide, die steifer ist, nehmen an Abweichungen nicht mehr teil, wenn dieselben einen gewissen Grad überschreiten. Sowie die betreffenden röhrigen Partien, vertikal emporsteigend, an die Umbiegungsstelle gelangen, ändern sie ihre Richtung nicht, und an der Übergangsstelle zu den schrägen apikalen Blattabschnitten entsteht ein Knick. Das vertikale Stück ist nun oben an der Verlängerung gehemmt. Deswegen muß beim Nachdrängen weiterer Blattpartien Ausbiegen stattfinden, und zwar geschieht es dicht unter dem ersten Knick: Ein kurzes Stück des Blattrohres biegt aus und knickt ab. In der Regel wiederholt sich das mehrmals, wodurch das Blatt an der betreffenden Stelle wie der zusammengeschobene Balg einer Kamera gefaltet erscheint (vgl. E. G. Pringsheim, 1912, S. 99, Fig. 34: Die Blätter des Roggens verhalten sich ganz wie die des Hafers). Die Blattspitze wird nach dem ersten Knick nicht im geringsten weitergeschoben: Das Eindringen hat sein Ende erreicht. Die Hemmung der Verlängerung der basal wachsenden Blattscheide hat weiter zur Folge, daß die Koleoptile an der Basis zersprengt wird und das 1. Internodium und die Scheide des 1. Blattes sich seitlich hervorzwängen, um fernerhin Windungen auszuführen. Den vom ersten Blatt umschlossenen jungen Organen, Blättern und Internodien, ist durch das Zerknittern ihrer Hülle der Eintritt in den Boden verwehrt; diese zu zerstoßen, sind sie zu schwach. In manchen Fällen, bei geringeren Bodenwiderständen, dringen die steiferen Blattpartien, besonders die Blattscheide, nach dem Entstehen des ersten Knicks weiter ein, wozu die Knickstelle die Spitze liefert. Dann wird die seitlich in den Boden gefahrene Spreite gleichsam nutierend rückwärts heraus- und emporgezogen. Solche Blätter können bei nicht zu hoher Erdbedeckung im Gegensatz zu dem vorigen Fall sehr wohl ans Licht gelangen. Das geschilderte

Zerknittern tritt stets ein, wenn das Blatt auf ein ausgedehnteres Hindernis stößt. Während ein dikotyler Stengel im gleichen Falle an dem Hindernis hinzugleiten pflegt, um sich, an den Rand desselben gelangt, sofort geotropisch in die Höhe zu wenden (Fig. 16), zerknittert das Grasblatt und findet keinen Ausweg. Das Hindernis wegzuschieben reicht weder seine Festigkeit noch Kraft hin; andererseits ist seine Starrheit doch zu groß, als daß sie solche Biegungen zuließe, wie man sie bei dikotylen Keimstengeln antrifft. Das röhrige Blatt verhält sich in dieser Hinsicht wie jedes Rohr, das beim Überschreiten seiner Biegungsfestigkeit plötzlich scharf knickt. Ähnliches kann sich auch ergeben, wenn die Blattspitze, nachdem sie in einem kleinen Luftraum im Boden fortgeschoben worden ist, wieder in Erde eindringen soll: der Hohlraum ermöglicht Aufrollen der Spitze, sie dringt schlecht ein, verbiegt und knickt um. Ein Knick hat meist weitere zur Folge und bedeutet daher in der Mehrzahl der Fälle das Ende des Durchbruchs.

Welches auch die Ursachen der Hemmung des Vordringens sein mögen, das Blatt reagiert darauf immer in der beschriebenen Weise. Nun nimmt mit steigender Höhe der Erdschicht die Zahl der Hindernisse zu. Deshalb tritt bei der im Verhältnis zur Größe der Keimpflanzen sehr hohen Erdbedeckung von 20 cm das Zerknittern früher oder später in der überwiegenden Zahl der Fälle ein. In meinen Versuchen wurden Schichten von 10—15 cm durchdrungen, wonach meistens die Knitterungen erschienen. Es müssen schon ganz besonders glückliche Umstände vorgelegen haben, wenn die Schicht von 20 cm völlig durchdrungen wurde. Ein Eindringen in noch höhere Schichten wird verhindert durch das Ausgehen der Nährstoffvorräte. Das eigene Einbohren des zweiten Laubblattes habe ich nie beobachtet, halte aber die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen. Sicher ist, daß es früher oder später demselben Schicksal wie das erste anheimfallen wird. Hat jedoch das erste Blatt vielleicht bei 15 cm hoher Schicht die Oberfläche durchstoßen, so gelangt der weitere Halm in glattem Kanale ans Licht.

Das Blatt von *Secale* ist absolut genommen nicht sehr leistungsfähig. Zieht man aber seinen zarten Bau in Betracht, so erscheinen die 5—7 cm seines Eindringens nicht als unbeachtlich. Ein flach ausgebreitetes Blatt würde sich keinesfalls so weit ins Erdreich schieben lassen. In der Einrollung, die einerseits die notwendige Festigkeit herstellt, andererseits die reibende Oberfläche verkleinert, ist mithin die Ursache der relativ ansehnlichen

Leistungsfähigkeit des Blattes zu erblicken. Insofern als durch Lichtmangel das Aufrollungsbestreben gemindert, ferner das Wachstum der Keimscheide gefördert wird, ist es die Dunkelheit, welche die Pflanzen die Höhe von 15 cm erreichen läßt. Übrigens gehen die Pflanzen nach Erreichen dieser Höhe — tatsächlich sind sie ja länger als 15 cm — infolge Nährstoffmangels zugrunde.

Entsprechend der soeben getanen Bemerkung über die Bedeutung der Dunkelheit im Erdreich sind die Leistungen geringer, wenn den Pflanzen im Boden durch eine Glaswand Licht zugeführt wird. Die Koleoptile dringt dann nur 2,5—4,0 cm hoch ein. Die Spreite hat in ihrem starken Ausbreitungsbemühen teilweisen Erfolg und ist dadurch äußeren Widerständen noch weniger gewachsen als das etiolierte Blatt. Deshalb zeigen sich hier die Knitterungen früher. Das Blatt drang unter diesen Umständen nur 3—5 cm weit ein, oft in schräger Richtung infolge einmaliger Ablenkung der Spitze. Die durchdrungene Schicht bemaß sich auf 6—9 cm, die Länge der Pflänzchen ist wegen der Biegungen natürlich größer. Sie gehen nach gewisser Zeit in der Bodenfeuchtigkeit durch Fäulnis zugrunde.

Auch in Wollnys Versuchen wurden Erdschichten von 15 cm bewältigt, und die aus solcher Tiefe ans Licht gelangten Pflanzen entwickelten sich weiter und gaben Ernten. Die Tabellen Wollnys lassen aber auch erkennen, daß ihre Anzahl gegenüber derjenigen der aus 2,5—7,5 cm aufgelaufenen Pflanzen sehr gering ist. So gingen bei einer Saattiefe von

2,5 cm	100 %	10,0 cm	90 %
5,0 „	97 „	12,5 „	81 „
7,5 „	99 „	15,0 „	29 „

der nach der Zahl der ausgesäten Samen möglichen Pflanzen auf (Wollny, 1884, S. 25, Tab. 4. Varietät: großer russischer Roggen; humoser Kalksand). Die geringe Steigerung der Tiefe der Unterbringung von 12,5 auf 15,0 cm bewirkt einen ganz plötzlichen Sturz des Prozentsatzes der aufgegangenen Pflanzen. Wollny macht über die Ursachen der Erscheinung keine Angaben. Wir gehen vielleicht in der Annahme nicht fehl, daß bei 12,5 cm Saattiefe das 1. Blatt von der Keimscheide noch nahe genug an die Erdoberfläche gebracht wurde, um gerade und unverbogen durchzudringen, während die wenig höhere Schicht schon die erwähnten Knitterungen entstehen ließ, die ja dem Durchdringen ein Ende setzen.

Wenn oben behauptet wurde, die Scheide vermöge einen ansehnlichen Druck auszuüben, so gründet sich das auf die Erfahrung, daß sie in sehr festen Boden relativ weit eindringt. Ihrer glatten, geraden Form im etiolierten Zustande und im lockeren Boden geht sie dort allerdings verlustig, sie gewinnt infolge zahlreicher kleiner Krümmungen und Einschnürungen ein knorriges Aussehen wie die meisten unter solchen Verhältnissen erwachsenen Keimlinge. Ihre Dicke nimmt zwar zu, doch muß betont werden, daß diese Zunahme gegenüber der, welche ein dikotyler Keimling, etwa *Brassica napus*, unter denselben Verhältnissen erfahren würde, sehr gering ist. Die Scheide bohrt sich also in den festen Boden ein, bis ihr Wachstum aufhört. Das erste Laubblatt tritt hervor, zerknittert aber sofort, einfach infolge der Festigkeit des Mediums. Das wachsende 1. Internodium und die Scheide des 1. Laubblattes zersprengen nun oft die Koleoptile an der Basis und winden sich hin und her. Die erreichte Höhe betrug ca. 6 cm.

Die Keimpflanzen des Hafers und des Mais unterscheiden sich von der des Roggens durch stärker streckungsfähige Mesokotyle, und zwar entfalten diese ihr volles Wachstum nur im Dunkeln, am Licht bleiben sie ganz kurz[1]). Dementsprechend sind auch die Leistungen der Pflanzen im Boden bei Lichtzutritt viel geringer als bei Lichtausschluß[2]). Mit der Streckungsfähigkeit des Mesokotyls hängt es zusammen, wenn *Avena sativa* höhere Erdschichten durchdringt als *Secale*. Die noch viel höheren Leistungen von *Zea Mays* sind durch deren größere absolute Dimensionen bedingt. *Avena* bewältigt Schichten von 17 - 18 cm, *Zea* von 30 cm (im Maximum). Das Verhalten der Laubblätter des Hafers stimmt mit demjenigen der Blätter des Roggens in jeder Beziehung überein. Auch die Maisblätter dringen gerollt in den Boden. Da die Rollung in Luft im Dunkeln allmählich verschwindet, beruht ihr Persistieren im Boden auf mechanischer Pression. Das zum Ausbreiten führende Wachstum findet statt, wie daraus erhellt, daß während des Befreiens der Pflanzen aus der Erde, also beim Weg-

---

1) Nach Schellenberg (1902, S. 271) ist es die Keimscheide, welche den Lichtreiz auf den Mesokotyl übermittelt, während die Länge des 1. Internodiums durch den Lichtreiz auf das 1. Laubblatt bestimmt wird usw.

2) E. G. Pringsheim (1912, S. 98 u. Fig. 34) legte unter anderen an diesem Beispiel die Bedeutung des Lichtmangels im Boden für das Durchbrechen der Pflanzen dar.

fall des seitlichen Druckes, die Blattspreiten sich momentan ausbreiten. Im übrigen zerknittert auch das Maisblatt, das dank größerer Breite der Lamina in gerolltem Zustande ein dickeres und daher biegungsfesteres Rohr bildet, früher oder später aus den gleichen Ursachen wie das von *Secale*.

Sowohl bei *Avena* als *Zea* nimmt in festem Boden die Länge von Mesokotyl und Koleoptile ab, die Dicke in geringem Maße zu. Die Kotyledonarorgane der Monokotylen scheinen auf Behinderung des Längenwachstums nur wenig mit Dickenwachstum reagieren zu können. Ob ähnliches von den Stengelorganen der betreffenden Pflanzen gilt, vermag ich mit Sicherheit nicht zu behaupten. Jedenfalls gilt es nicht allgemein, wie die Sprosse von *Asparagus officinalis* lehren, deren im Boden befindliche Teile bekanntlich dicker sind als die über dem Boden weilenden, und die letzteren gewannen ganz außerordentlich an Dicke, als sie eine 55 cm hohe Erdschicht zu durchdringen genötigt wurden. Das gelang ihnen übrigens durchweg sehr gut.

Tinnantia fugax.

Beim Durchmustern der monokotylen Keimungstypen vom mechanischen Gesichtspunkte erregen die Typen der Commelinaceen und *Allium*-Arten (Klebs, 1885, S. 569 und 573) das Interesse durch ihre zweischenklige Konstruktion. Befähigt sie die Keimlinge beim Durchbrechen zu ganz besonderen Kraftleistungen, und ist darin ihr Zweck zu erblicken? Ich will mich auf theoretische Erörterungen, insbesondere darauf, in welcher Weise etwa die Keimlinge, rein nach der äußeren Form geurteilt, zu wirken vermöchten, nicht einlassen. Die Beobachtung des Eindringens in den Erdboden an dem speziellen Falle von *Tinnantia fugax* wird uns Erfahrungen an die Hand geben, die eine sichere Entscheidung der aufgeworfenen Frage ermöglichen.

Die Keimlinge bestehen aus zwei nebeneinander verlaufenden, am oberen Ende verbundenen Schenkeln. Den einen derselben repräsentiert der fädige Teil des Kotyledon, den anderen der Hypokotyl nebst Kotyledonarscheide. Der Faden setzt an der Spitze der Scheide an. Sein unteres Ende steckt im Samen, das des zweiten Schenkels wird von der Hypokotylbasis, der ein Schopf Würzelchen entspringt, gebildet. Der Hypokotyl erreicht im Licht

eine Länge von etwa 2,5 cm, im Dunkeln jedoch von 15 cm [1]). Die Kotyledonarscheide wird auch bei Lichtabschluß nur ca. 0,8 cm lang. Der dünne, die ständige Verbindung mit der Vorratskammer des Samens vermittelnde Teil des Keimblattes paßt sich hinsichtlich des Wachstums im wesentlichen dem viel dickeren anderen Schenkel an, kann bisweilen länger als dieser werden. Als erstes assimilierendes Blatt wie der entsprechende Teil bei *Allium* fungiert er nicht, sondern geht nach beendetem Durchbruch zugrunde. Bei ganz flacher Aussaat drängt sich das in der Kotyledonarscheide eingerollte 1. Laubblatt am Licht bei einer Länge des dickeren Schenkels von ca. 3 cm aus seiner Hülle hervor, zur Zeit also, wo dessen Wachstum im Erlöschen begriffen ist, breitet sich aus und biegt seine Spreite weit nach außen. Im Dunkeln wird es erst bei ca. 16 cm Länge von Hypokotyl + Scheide sichtbar, die Blattspreite bleibt länger zusammengerollt und erreicht nicht die Größe wie am Licht. Die Pflänzchen sterben bald darauf ab.

Zum Zwecke der Beobachtung der Leistungsfähigkeit der Keimlinge bei hoher Erdbedeckung säte ich die angequollenen Samen 20 cm tief aus. Die Keimung beginnt mit einer positiv geotropischen Abwärtskrümmung des Kotyledon (vgl. Sperlich, 1912, S. 612ff.). Die Abwärtsbewegung verläuft jedoch nur soweit, daß die Hypokotylbasis dicht neben dem Samen stehen bleibt, also beide einander fast berühren. Der rasch in beiden, noch ganz winzigen Schenkeln einsetzende negative Geotropismus, der sie jetzt nach oben streben läßt, führt zu einer Verschärfung des Knies zwischen dem fadenförmigen Strang des Keimblattes und der Scheide desselben, bis beide Schenkel parallel laufen. Die umliegende Erde drückt sie eng aneinander. Die Triebkraft wirkt in diesem zweischenkligen Gebilde oben. Denn sowohl Faden als Hypokotyl — die Scheide kommt wegen ihrer Kürze wenig in Betracht — wachsen dort am stärksten. Das Eindringen geht nun in dem beschriebenen Zustande von statten. Wie man sieht, kann dem fädigen Kotyledonarabschnitt in mechanischer Hinsicht höchstens die Bedeutung einer Vergrößerung des wirksamen Querschnittes zukommen. Die Kraft wirkt ja parallel der im anderen Schenkel. Die mechanischen Verhältnisse liegen also ganz wie bei den geraden dikotylen Stengeln, mit dem einzigen Unterschiede, daß die

1) An welchem Orte der Lichtreiz, der den Hypokotyl sein Wachstum einstellen heißt, perzipiert wird, ist meines Wissens noch nicht festgestellt.

wachsende Region vielleicht etwas länger ist. Da der fädige Schenkel zuweilen rascher wächst als Hypokotyl und Scheide, biegen einzelne kleine Partien des Fadens in die Hohlräume zwischen den Erdpartikeln aus, so daß er streckenweise fein gewellt erscheint. Das starke Längenwachstum der Keimlinge im Dunkeln ermöglichte es ihnen in meinen Versuchen, lockere Erdschichten von 15 cm Höhe, wenn auch nicht immer ganz geraden Wegs, zu durchdringen. Angesichts der Kleinheit der Samen eine respektable Leistung! Gelangten die Pflanzen auch nachher nicht ans Licht, so gingen sie, nachdem das 1. Laubblatt noch zum Vorschein gekommen, infolge Nährstoffmangels zugrunde. An solchen Keimlingen sucht man den fädigen Schenkel mitunter vergebens; er wurde während des langen Aufenthaltes im Boden allmählich zerrieben und verweste. Die Hauptarbeit wird ohne Zweifel vom Hypokotyl geleistet.

Die Antwort auf die oben gestellte Frage muß hiernach verneinend lauten. Weder kommt den beiden Schenkeln die zu starken Druckleistungen nötige Starrheit zu, noch sind sie im Boden am Ausbiegen gehindert. Das geht ja schon aus dem Hineinwachsen des fädigen Schenkels in die feinen Hohlräume des Erdreichs hervor. Es sei ferner bemerkt, daß sich weder aktives noch passives Annähern der Schenkel konstatieren läßt. Das ist gar nicht möglich, weil, wie ich erwähnte, der Same, der die Basis des einen Schenkels abgibt, und die Hypokotylbasis bereits dicht nebeneinander liegen. Die Bedeutung des fädigen Schenkels ist mit der einer Leitungsbahn für die im Samen gespeicherten Nährstoffe erschöpft.

Im festgedrückten Boden zeigten sich die Keimlinge teilweise recht tüchtig. Einige brachen trotz hohen Widerstandes durch eine 8 cm hohe Erdschicht hindurch. Der Hypokotyl verdickte sich nicht im geringsten.

Wie bedeutsam die Dunkelheit im Boden ist, kommt recht zum Bewußtsein, wenn man sie dadurch ausschaltet, daß man die Keimung hinter einer Glaswand vor sich gehen läßt. Das zutretende Licht verhindert die starke Streckung des Hypokotyls, so daß die Spitze der Kotyledonarscheide nur in geringe Höhe gelangt. Dem heraustretenden 1. Laubblatte gelingt es, sich ein wenig auszubreiten, es staut dadurch gegen den Boden und wird umgeknickt. Denn nachfolgenden Blättern, die in der Scheide des ersten geborgen sind, ist dadurch der Austritt verwehrt.

Allium odorum.

Bei *Allium* ließe sich die bei *Tinnantia* angeregte Frage abermals aufwerfen, weil hier wieder zwei Schenkel vorhanden sind. Doch wird man den Keimlingen die Fähigkeit als Kraftmaschinen zu wirken ohne weiteres absprechen, wenn man sich ihre Zartheit vergegenwärtigt.

Im Anschluß an Neubert (1903, S. 121) soll der von der Wurzelgrenze bis zum Knie reichende Schenkel als basaler, der andere, dessen Ende zunächst im Samen steckt, der sich später aber emporrichtet, als freier bezeichnet werden. Von beiden Schenkeln des Kotyledon läßt sich sagen, daß Lichtmangel ihr Wachstum wenig fördert. Der basale Schenkel wird im Dunkeln durchschnittlich 10 cm, der freie Schenkel 3,6 cm lang. Während in den bisherigen Beispielen die Kotyledonarorgane ihr Wachstum einstellten, sowie ihre Spitze nach Durchbohren der Erdoberfläche vom Licht getroffen wurde, wächst der Kotyledon, genauer der basale Schenkel desselben, bei *Allium* im gleichen Falle noch lange weiter und zieht den freien Schenkel, wenn dessen Wachstum erlischt, aus dem Boden, wonach derselbe sich aufrichtet. Das Längenwachstum hört im Keimblatte erst auf, wenn das 1. Laubblatt aus der Kotyledonarscheide heraustritt. Im Dunkeln ist der freie Schenkel bei der Länge von 10 cm des basalen Schenkels meist verdorrt. Die Pflanzen gehen zugrunde, bevor das 1. Laubblatt zum Vorschein kommt. Der basale Schenkel wächst in ganzer Ausdehnung, unten etwas stärker als oben. Der freie Schenkel wächst nächst dem Samen zuerst aus.

Die frühesten Keimungsstadien bestehen in der Ausbildung des Knies. Die bei dessen sowie der Protuberanz Entstehung mitwirkenden äußeren Faktoren sind von Neubert aufgedeckt worden. Nach dem Inkrafttreten der negativ geotropischen Stimmung dringen die beiden Schenkel dicht aneinander geschmiegt nach oben. Der freie Schenkel hat mechanisch gerade wie bei *Tinnantia* nur die Bedeutung einer Vergrößerung des aktiven Querschnitts. In die kleinen Hohlräume des Bodens biegt er nicht aus. Einerseits wächst er nicht stärker als der basale Schenkel, andererseits ist er zu kräftig, als daß er so feine Verbiegungen zuließe. Daß seine Arbeitsteilnahme für ein günstiges Durchbrechen nicht wesentlich ist, beweist das weitere Eindringen des basalen Schenkels, nachdem jener sein Wachstum abgeschlossen hat. Von diesem Moment ab

wird er passiv emporgezogen und hinterläßt einen feinen Kanal. Der Same wird nicht mit hoch genommen. In eine lockere, 20 cm hohe Erdschicht drangen die Keimlinge in dieser Weise 8—10 cm hoch ein, d. i. soweit als der Nährstoffvorrat eine Entwicklung gestattet. Der freie Schenkel ist am Ende meist nicht mehr an der Pflanze vorzufinden, die also nur aus einem wenig gekrümmten Stäbchen besteht. Ebensowenig wie bei etiolierten Pflanzen kann man bei hoher Erdbedeckung das Hervortreten des 1. Laubblattes beobachten, also auch dessen Eindringen verfolgen. Die Pflänzchen sterben zuvor ab.

In festen Boden drangen die Keimlinge ca. 4 cm hoch ein. Der basale Schenkel ist hier ein wenig dicker als derjenige der etiolierten Pflanzen, seine Länge aber sehr viel geringer.

Wenn der belichtete Kotyledon dem etiolierenden im Längenwachstum wenig nachgibt, so verhilft ihm das doch nicht aus einer tiefen Erdschicht an die Oberfläche, wenn die Keimung hinter Glas vor sich geht. Infolge des Lichtzutritts bildet sich die Protuberanz nicht aus (Neubert, 1903, S. 141f.), und es wird ein Bogen vorangeschoben, der, wenn auch nicht sehr breit, doch mehr Widerstand bietet als jener spitze Kegel. Sich hin und her windend, gelangten die Pflänzchen nicht höher als 3 cm. Das 1. Blatt trat aus der Kotyledonarscheide hervor, doch konnte sein Eindringen nicht beobachtet werden, weil die Keimlinge zuvor verfaulten.

Hyacinthus orientalis.

Der Hyazinthe dienen zum Durchbrechen der bedeckenden Erdschicht die Laubblätter, die bei ihr nicht nur wie bei *Dahlia* die Spitze günstig formieren, sondern auch einen Hauptteil der Triebkraft liefern. Lineal gestaltet, bei halbkreisförmigem Querschnitt rinnenförmig gebogen und spitz auslaufend, stehen sie alle senkrecht, und, indem ihre Ränder weit übereinandergreifen, ihre Basen von den Zwiebelschuppen fest umscheidet [1]) und ihre Spitzen sämtlich von der harten, kapuzenförmigen Spitze eines Blattes überdeckt werden, wodurch der nachteilige Umstand einer vielteiligen Spitze, der zum Auseinanderweichen der Blätter führen könnte, vermieden ist, ergeben sie ein ziemlich festgefügtes Rohr von pfahlförmiger Gestalt. In ihm ist der kräftige Blütensproß geborgen,

1) Siehe Irmisch (1850, Tab. V).

für dessen Schicksal es von ausschlaggebender Bedeutung ist. Das Blattrohr wächst in ganzer Ausdehnung, am stärksten aber an der Basis, die in der Zwiebel steckt. Die Zwiebelschuppen haben für den Trieb eine ähnliche Bedeutung wie die Blattscheiden der Gräser für den Halm. Infolge der basalen Lokalisation der Kraft wird der Trieb in ganzer Länge vorwärts geschoben. Er muß daher, wie früher betont, äußerlich glatt und möglichst starr sein. Beide Bedingungen sind aufs beste erfüllt, die letztere zumal bei geringer Länge des Sprosses, wo er relativ sehr dick ist. Die im Freien zu bewältigende Erdschicht von etwa 7 cm Höhe bietet daher und im Hinblick auf die mögliche Druckleistung keinen in Betracht kommenden Widerstand, um so weniger, als der Boden im Frühjahr feucht und infolgedessen nachgiebig ist. Schollen werden aus letzterem Grunde auch nicht abgebrochen, während es infolge der Dicke der Triebe in festerem, kohärentem Boden natürlich der Fall ist. Die vorangeschobene Spitze des 1. Laubblattes findet man nicht selten durch Steinchen im Boden verletzt und zerrieben. Jedoch lassen sich Verbiegungen an solchen Sprossen nicht konstatieren, ihre Starrheit reicht hin, auch größere Steine beiseite zu schieben, ohne die anfänglich eingeschlagene Richtung zu verlassen.

Sowie der Trieb sich etwa 3 cm über die Bodenoberfläche erhoben hat, beginnen die erst zu einem Bündel vereinigten Blätter auseinanderzuweichen und sich schräg vom Blütensproß weg nach außen zu biegen, der hierdurch sichtbar wird und sich nun mächtig streckt. Die blühende Pflanze zeigt die am Licht flach gewordenen Blätter unmittelbar von der Erdoberfläche ausgehend schräg im Raume stehend, während die im Boden steckenden Teile der Blattflächen ihre Vertikalstellung und Rollung beibehalten. Im Dunkeln tritt das Spreizen später ein, und der Grad der Abweichung von der Lotlinie bleibt geringer als am Licht. Die halbkreisförmige Biegung der Spreite, die sie wie eine Rinne gestaltet erscheinen läßt, geht hier nie verloren. Das Licht beschleunigt also die Wachstumsvorgänge, welche das Abspreizen bewirken. Sie werden aber auch, wie die etiolierten Pflanzen lehren, ohne den Lichtreiz auf gewisser Altersstufe aus inneren Ursachen eingeleitet. Zum Flachwerden der Blattfläche ist das Licht jedoch unentbehrlich. — Was die Länge der Blätter betrifft, so war sie bei meinen etiolierten Pflanzen größer als bei den Lichtpflanzen. Dem widersprechen andere Angaben. Doch scheinen sich verschiedene Sorten der Hyazinthe in diesem Punkte verschieden zu verhalten.

In welcher Weise dringen nun die Pflanzen in hohe Erdschichten ein? Im Mistbeet in sehr lockerer Erde überwanden sie, ohne zu spreizen, eine 35 cm hohe Erdschicht. Ans Licht gelangt, wichen die Blätter sofort auseinander, der Blütensproß schob sich hervor und entfaltete sich in der üblichen Weise. Im Erdinnern standen die Blätter im Gegensatz zu etiolierten Pflanzen zu einem rundlichen Stabe fest zusammengeschmiegt senkrecht. In der Tat gehörte auch eine sehr starke Kraft dazu, die Blattfläche schräg ins Erdreich hineinzudrücken [1]). Die langen Triebe waren meist vollkommen gerade, und wenn Krümmungen vorkamen, so erstreckten sie sich über die ganze Länge des Sprosses und waren von sehr großem Radius. Starke wellenförmige Biegungen bei sonst intakter Form der Sprosse, wie wir sie bei den dikotylen Pflanzen häufig fanden, sind hier nie zu beobachten, weil energischere Verbiegungen, resultierend z. B. aus dem Aufstoßen auf ein großes Hindernis, die Blätter sofort zum Auseinanderweichen und Knittern bringen. Bei höherer Schicht als 35 cm, zuweilen auch früher, wurden die Blätter nicht lang genug, um den Blütenstand umhüllt ans Licht zu schaffen. Dann preßte dieser, den Widerstand des Bodens bezwingend, die nicht mehr wachsenden Blätter im Boden an der Spitze auseinander. Dies, obwohl er nun dem Verderben geweiht ist. Das besagt, daß das Medium des Bodens den Entwicklungsgang der Pflanze in keiner Weise modifiziert. Er verläuft genau wie derjenige einer etiolierenden Pflanze. Einige Abweichungen kommen auf rein mechanischem Wege durch den Druck des Bodens zustande und sind der Pflanze übrigens für das Durchbrechen von Vorteil.

---

1) Das ist auch die Ursache, warum im Boden bei Lichtzufuhr durch eine Glaswand, wenn auch nur von einer Seite, kein Spreizen eintrat. Dieser Versuch läßt sich bei den Zwiebelgewächsen besonders schlecht ausführen, weil der große Umfang der Zwiebel ein dichtes Anlagern des Sprosses an die Glaswand unmöglich macht, selbst wenn die Pflanze schräg geneigt wird, und sowie Hohlräume im Boden bleiben, geht die Eindeutigkeit der Resultate verloren. Immerhin scheint mir Massarts Befund (1903, S. 167), daß die Blätter der Pflanzen, welche unter Glasperlen (die eine dem Erddruck ähnliche Pression hergeben und gleichzeitig dem Licht den Durchgang gestatten sollten) vegetierten, abspreizten, auf einen recht geringen Widerstand der Perlen, vielleicht von geringer Höhe ihrer Schicht herrührend, hinzudeuten. Vielleicht gerieten auch die Blätter dadurch in Schrägstellung, daß sie von dem sich rascher streckenden Blütensproß auseinander gedrückt wurden? Die rinnenförmige Biegung der Spreite erhielt sich unter ebendenselben Umständen; da der Lichtreiz wirkte, also infolge mechanischer Pression. Diese Tatsache scheint mir dafür zu sprechen, daß die Blätter passiv durch die unter dem Lichteinfluß sich ausdehnende Blütentraube in Schrägstellung gebracht wurden.

Die Art des Entwicklungsganges ist es also, die dem Eindringen ein im Verhältnis zu den verfügbaren Nährstoffmengen frühes Ende bereitet. Daß es nicht noch eher eintritt, danken die Pflanzen ihrer Fähigkeit zu etiolieren, dem im Dunkeln geförderten Wachstum der Blätter. Nicht zu vergessen ist ferner die Verhinderung des Spreizens durch den Erddruck. Es fragt sich allerdings, ob die Pflanzen, auch wenn der Blütenstengel sich nicht im Boden hervordrängte und die Blätter länger wachstumsfähig und vereinigt blieben, sehr viel tiefer eindringen würden, oder ob nicht bald der zu bewältigende Widerstand dem von ihnen erzeugbaren Maximaldruck gleichkäme. Sie haben ja die ansehnliche Last des ganzen Sprosses emporzuheben, sowie die Reibung und den Gesamtdruck des Bodens auf denselben zu überwinden.

Es wurde das Schicksal des Blütensprosses nach dem Eintritt in den Boden noch nicht beschrieben. Man lernt es aus dem folgenden Versuche kennen. Zur Beantwortung der Frage, inwieweit die Organe einzeln zum Eindringen ins Erdreich befähigt seien, welche Bedeutung also ihrer Vereinigung zu einem einheitlichen Gebilde beizumessen sei, wurde eine junge etiolierte, bereits spreizende Pflanze mit Erde überschüttet. Es ergab sich, daß das einzelne Blatt sehr leistungsfähig ist: Die Blätter drangen 25 cm weit ein. Ihre rinnige Krümmung war bis zum Berühren der Ränder verstärkt, so daß der Querschnitt ein flaches Oval darstellte. Das kommt durch den seitlichen Druck zuwege, den der Boden auf ein jegliches Gebilde ausübt, das sich in ihn eindrängt. Dem Blütensproß jedoch gereichte der Mangel seiner Hülle zum Verderben. Trotz großer Dicke war der Stengel stark schraubig gewunden: Die aufrechte Blütentraube hatte wegen ihrer großen Oberfläche eine nicht vorwärtszuschiebende „Spitze“ abgegeben, und der Stiel hatte deshalb ausbiegen müssen. Die Blüten waren infolge der erlittenen Verletzungen und auch infolge der Bodenfeuchtigkeit in Fäulnis übergegangen. Für den Blütensproß und damit letzthin für die ganze Pflanze ist also die Umhüllung desselben durch die Blätter Existenzfrage. Selbst eine Einrollung des Stengels, wie sie bei *Lathraea* zum Zwecke der Widerstandsverminderung besteht, würde hier kaum nützen, weil die Blüten durch die Feuchtigkeit geschädigt würden.

Tulipa Gesneriana.

Die Tulpe durchbricht den Boden mit dem 1. Laubblatt, dessen stechend harte Spitze beim Austreiben der Zwiebel zuerst sichtbar wird [1]). Das Blatt ist zusammengerollt und steht vertikal, stellt also eine spitz auslaufende Röhre dar, deren Hohlraum von 1—3 ebenfalls gerollten Laubblättern, den zugehörigen Internodien und der Blüte erfüllt ist. Die Rollung macht aus der an sich nachgiebigen Blattfläche ein Rohr von ansehnlicher Biegungsfestigkeit und stellt ein geradezu ideal glattes, seitlicher Anhänge entbehrendes mechanisches Gebilde her. Abweichend von den Verhältnissen bei *Hyacinthus* wird das stark streckungsfähige 1. Tulpenblatt bei seiner Arbeit von einem Stengelglied, dem zwischen oberster Zwiebelschuppe und seinem Knoten befindlichen Internodium, unterstützt. Die Triebkraft ist am stärksten um den Knoten des Blattes, da dieses an der Basis, das Stengelglied an seinem oberen Ende am stärksten wächst; im übrigen ist das Wachstum lange über den ganzen Stengel und das ganze Blatt verteilt. Die infolgedessen erforderliche Starrheit ist vorhanden. Es müssen schon sehr bedeutende Hindernisse sein, die bewirken können, daß der spitze, sehr kompakte Tulpentrieb die geringe Erddecke von höchstens 8 cm Höhe, die er im Freien zu durchbrechen hat, nicht bewältigt. Jedoch werden wir sehen, daß ebensolche junge Triebe hartem Boden gegenüber recht machtlos sind, nicht etwa weil niedrige Temperatur das Wachstum sistierte.

Sowie die Spitze des 1. Blattes im Freien 1—2 cm über das Bodenniveau gelangt ist, beginnt das Blatt sich von der Spitze nach abwärts schreitend aufzurollen und später, nachdem es flacher geworden, schräg nach außen zu biegen, wodurch das 2. Blatt sichtbar wird. Der im Boden verharrende Teil des Blattes bleibt zusammengerollt und aufrecht, teils des Lichtmangels, teils des Bodenwiderlagers wegen. Das 2. und 3. Blatt verhalten sich in allen Stücken wie das erste. Am Ende sind alle Blätter schräg und flach ausgebreitet. Die Krönung des Ganzen bildet die Blüte. Anders verhalten sich die Triebe, die aus der Erde ins Dunkle gelangen. Lange Zeit ist hier vom Aufrollen nichts zu bemerken, es gelangt auch nie soweit wie am Licht. Damit hängt unmittelbar zusammen, daß auch die Abweichung der Blätter von der Vertikalen gering bleibt.

---

1) Siehe Irmisch (1850, Tab. V).

Das Eindringen in hohe Erdschichten muß durch die Etiolementserscheinungen gefördert werden. Die Versuche wurden in dem großen Holzkasten ausgeführt, wo sich eine 80 cm hohe Erdschicht über die Zwiebeln lagerte. Der Boden hatte sich recht festgesackt, so daß den Pflanzen das Eindringen schwer genug gemacht war. Es wurden Höhen von 28—31 cm erreicht (Fig. 12).



Fig. 12.

Von diesen ca. 30 cm Gesamtlänge entfallen auf 1. Internodium und 1. Blatt gleichviel, also 15—16 cm. Die ganze Arbeit wurde von beiden allein geleistet. Das Stengelglied ist in geringem Maße wellig gebogen. Das erste Laubblatt ist im Gegensatz zu dem der etiolierten Pflanzen völlig eingerollt, so daß eine vorzügliche Spitze noch vorhanden ist. Der Boden verhindert also das Aufrollen des

Blattes, zu dessen Ausführung ja auch eine enorme Kraft erforderlich wäre. Es ist daher auch nicht verwunderlich, wenn das Ausbreiten nach **Massart** (1903, S. 168) bei Pflanzen, die in lichtdurchlässigen Glasperlen kultiviert wurden, trotz Belichtung unterblieb[1]). Nun bemerkt man in Fig. 12, daß einige Blätter doch in der Mitte aufgerollt sind und aus der Öffnung das 2. Blatt und die Blüte mit schraubig gewundenem Stiele hervorschauen. Doch kann man, glaube ich, dem Bilde unmittelbar entnehmen, daß aktives Ausbreiten hier nicht vorliegt.

Wie ging denn das Eindringen vonstatten, und wie ist das in der Photographie wiedergegebene Endresultat zu erklären? Das 1. Laubblatt bohrt sich unter Mithilfe des 1. Stengelgliedes zusammengerollt in den Boden. Da der Trieb in der Mitte des Blattes, von den eingeschlossenen Organen herrührend, am dicksten ist, nach unten dünner wird, so wächst der Stengel in einem Hohlraume empor, der bei Hemmung des Vordringens zum Ausbiegen Gelegenheit bietet, das jedoch wegen der Dicke des Stengelgliedes gering bleibt. Wenn ferner die vertikale Richtung mehr oder weniger verlassen wird — in Fig. 12 sind die Pflanzen zum Teil ein wenig auseinandergelegt dargestellt, die Abweichung von der Vertikalen ist also in Wirklichkeit nicht so stark —, so rührt das von Hindernissen her, auf die die Spitze stieß. Da die Triebkraft nicht an der Spitze wirkt, sondern in verschiedenem Grade über den ganzen Sproß verteilt ist, so genügt ein geringes Ausweichen der ersteren, um nach und nach eine beträchtliche Schräglage herbeizuführen. Angesichts des festgesackten Bodens erschien die vom 1. Internodium und zumal vom 1. Laubblatt vollbrachte Leistung recht ansehnlich. Nachdem die Höhe von 30 cm erreicht ist, läßt das Wachstum des Blattes nach, das des Stengelgliedes erlischt. Die Streckung des 1. Blattes hält nun mit derjenigen der von ihm umhüllten Internodien nicht mehr gleichen Schritt, deren Gesamtlängenzunahme also größer ist als die seinige. Unten und oben an der Verlängerung gehemmt — die oben den Abschluß bildende Blüte steckt fest in der zusammengerollten und wegen des äußeren Erdwiderlagers schwer aufzudrückenden tütenförmigen Spitze des

---

1) Das Abspreizen trat unter diesen Verhältnissen ein. Diese Tatsache deutet meiner Ansicht nach darauf hin, daß ein gewisses Aufrollen doch stattgefunden haben muß, zum mindesten der Spitze. Wie sollte sonst ein schräges Abweichen vom Stengel möglich sein? Indes bleibt der Grad der Aufrollung sicherlich ein geringer.

1. Blattes —, muß innerhalb des 1. Blattes ein seitliches Ausbiegen erfolgen, das bei anhaltendem Längenwachstum zur Schraubenform des Stengels führt. Hierin ist die Ursache des „Aufrollens" des Blattes gegeben, die Ränder werden von dem sich windenden Stengel auseinandergedrückt. Ein weiteres Eindringen der Pflanzen von diesem Stadium an ist nicht denkbar. — Daß die erreichbare Höhe von dem äußeren Widerstande abhängt, lehrt ein im Mistbeet mit sehr lockerer Erde angestellter Versuch. Die Pflanzen kamen hier durch eine 45 cm hohe Erdschicht hindurch und erblühten am Licht. Das 1. Internodium wurde 23 cm, das 1. Blatt 22 cm lang. Das letztere war dicht unter der Erdoberfläche vom 2. Blatt oben geöffnet worden, weil der Außenwiderstand gering war und das 2. Blatt selbst spitz ist. Es legte die dünne Erdschicht, die es noch vom Licht trennte, in zusammengerolltem Zustande zurück.

Der geringeren Länge des 1. Stengelgliedes der vorhin geschilderten Pflanzen entsprach nicht eine größere Dicke. Ja, in festgestampftem Boden, der das Längenwachstum sowohl des Stengelgliedes als des Blattes außerordentlich hemmen mußte, war keinerlei Dickenzunahme, wie dikotyle Pflanzen sie unter gleichen Umständen in sehr hohem Maße hätten beobachten lassen, festzustellen. Das Blatt wies infolge eignen Wachstums oder infolge des Nachdrängens des Stengels, dem kein Vordringen im Boden entsprach, Faltungen auf. Die gleichen Erscheinungen ließen sich bei künstlicher vertikaler Belastung der Pflanzen mit 200 g in dem früher erwähnten Belastungsapparat konstatieren. Die Längenzunahme war minimal, Verdickung jedoch nicht nachweisbar. Ich muß mich mit der Konstatierung der Tatsache begnügen. Es verdient gewiß eine nähere Untersuchung, wie weit die Verschiedenheit des Verhaltens der Monokotylen und Dikotylen in diesem Punkte geht, wie weit sie verbreitet ist und worauf sie beruht.

Crocus vernus.

Wenn bei *Hyacinthus* und *Tulipa* die Blüten der Hülle bedurften, damit sie ungeschädigt ans Licht gelangten, so bedürfen ihrer bei *Crocus* auch die Laubblätter. Deshalb sind hier spezialisierte Organe vorhanden, deren Funktion allein in dem Schutze jener Organe besteht: weißhäutige geschlossene Scheidenblätter, welche Laubblätter und Blüten umhüllen und zu einem mechanisch einheitlichen Gebilde zusammenpressen. Die Scheide ist nicht

durchbrechendes Organ in dem Sinne, daß sie die zur Arbeitsleistung nötige Druckkraft lieferte. Diese entstammt hauptsächlich dem Wachstum der Laubblätter, die den Hohlraum der Scheide bis zur Spitze erfüllen und mit ihr im Wachstum gleichen Schritt halten, so daß auf die geschlossene Spitze des jeweils sich streckenden Scheidenblattes und dadurch auf den Boden der ganze aus ihrem Wachstum resultierende Druck wirkt.

Im Garten fand ich die Knollen 8—9 cm tief im Boden. Zuerst streckt sich das unterste der 4 Scheidenblätter; es wird, sowie sein Wachstum nachläßt, von dem umhüllten zweiten Scheidenblatt durchbrochen, dieses vom dritten usf. Bei der genannten Tiefenlage der Knollen reicht das oberste und längste Scheidenblatt noch 0,5—1 cm über die Oberfläche und wird sodann von den Laubblättern[1]), die auf die Scheidenblätter ohne Übergang in wechselnder Anzahl folgen, durchstoßen. Zunächst von der engen Scheidenmündung noch fest zusammengehalten und in diesem Zustande von außerordentlicher Steifheit, löst sich das Bündel der Laubblätter auf, sobald es eine Länge von 3—4 cm, von der Scheidenmündung an gemessen, erreicht hat; die Blätter biegen sich (aktiv) nach außen. Bald darauf kommen die Blüten zum Vorschein. In diesem Zustande kann man schon im Januar den Safran aus froststarrter Erde hervorlugen sehen. Die Triebe sind dann selbstverständlich nicht durch diesen steinharten Boden hindurchgedrungen, sondern gelangten zu der betreffenden Entwicklungsstufe in einer Zeit, wo der Boden aufgetaut und weich war. Die Blätter und Blüten halten übrigens der sehr niedrigen Temperatur gut stand. Die von ganz oberflächlich ausgelegten Knollen erzeugten Scheiden erreichen am Licht eine Länge von 4—5 cm, im Dunkeln hingegen von 8—13 cm. Auch die Laubblätter werden im Dunkeln länger als am Licht. Das Abspreizen spielt sich, entgegen den bisherigen Erfahrungen, hier wie dort in gleicher Weise ab.

Schon Massart (1903, S. 169) weist darauf hin, daß die Laubblätter gezwungen sind, ihren Weg durch den Boden selbst zu bahnen, sobald die Knolle tiefer liegt, als die von den Scheidenblättern erreichbare Länge beträgt. Im allgemeinen hätten die Blätter sich den an sie gestellten Anforderungen gewachsen gezeigt. Man kann das in den Gärten tatsächlich häufig beobachten; die Knollen gelangen dort durch das Umgraben gelegentlich in ab-

---

1) Über deren Bau siehe Irmisch (1850, Tab. X).

normale Tiefen. Zweifellos sind die Blätter ganz leistungsfähig, solange sie zu einem Bündel vereinigt sind, das, wie erwähnt, recht steif ist. Doch dringen leicht Bodenpartikelchen zwischen die nicht einheitliche Spitze des Bündels, wodurch ein allmähliches Auseinanderweichen der einzelnen Blätter herbeigeführt wird, das sich wie aktives Spreizen ausnimmt, indessen hauptsächlich passiv erfolgt und nie den Grad wie in Luft erreicht. Wurden die Knollen nun künstlich 25—30 cm tief ausgelegt, so vermögen die Laubblätter jetzt ihr Einzelvermögen zum Eindringen zu erweisen. Ihr Wachstum findet ausschließlich basal statt, die mittleren und obersten Partien sind ausgewachsen. Deshalb wird der aus der Scheide hervorgetretene Teil des Blattes völlig passiv fortbewegt. Je mehr seine Länge zunimmt, umso stärker wird durch Reibung an der Erde und seitlichen Druck derselben der Widerstand, den er dem Vorwärtsgeschobenwerden durch die neu aus der Scheide hervortretenden Blattpartien entgegensetzt, die deshalb einen immer stärkeren Druck ausüben müssen. Wie bei den Gräsern schlägt die Blattspitze oft infolge ganz geringer Hindernisse eine seitliche Richtung ein, und wenn der Winkel zwischen abgewichenen und vertikal gebliebenen Blattpartien einen gewissen Grad erreicht hat, entsteht zwischen beiden ein Knick, dem nun weitere folgen. Das Vordringen hat damit stets sein Ende gefunden. Diese Vorgänge spielen sich in 4—5 cm Höhe über der Scheidenmündung ab. Die Blätter verfaulen dann. Dem gleichen Schicksal fallen die hervorgetretenen Blüten anheim.

Beim Herausnehmen einer derartigen Pflanze aus dem Boden beobachtete ich in einem Falle, wie die Scheide an der Basis zersprengt wurde und stark gewundene Blattmassen hervortraten. Bei daraufhin unternommener Untersuchung anderer Pflanzen konnte ich in vielen Fällen die gleiche Erscheinung konstatieren, wenn auch in geringerem Grade, d. i. ohne daß die Scheide zersprengt wurde. Die Blätter erwiesen sich beim Aufschneiden der Scheide in der wachsenden Region stark gewunden und füllten den Raum der Scheidenbasis völlig aus. In geringerem Maße beobachtete ich dasselbe zuweilen bei Pflanzen, welche in Luft erwachsen waren. Die Ursache der Erscheinung ist die Enge der Scheidenmündung, die den Blättern das Heraustreten nicht mit der Geschwindigkeit gestattet, welche das Wachstum der basalen Partien erfordert. Diese müssen daher innerhalb der Scheide ausbiegen und immer stärkere Windungen bilden. In Luft führt der hierbei entstehende

Druck zu einer Erweiterung der Mündung. Im Boden jedoch lagert sich Erde um sie, wodurch die Erweiterung erschwert ist. Auch der Umstand, daß hier die Vorwärtsbewegung der freien Blattpartien durch den Boden gehemmt wird, erklärt den stärkeren Grad der Windungen im Boden, deren Druck in dem einen Falle die Scheide zersprengte.

Wenn die Triebe durchschnittlich 18 cm hoch eindrangen, in welcher Höhe das Zerknittern eintrat, so dankten sie dies der Scheide, die im Dunkeln ihre ganze Streckungsfähigkeit entfaltete.

Zusammenfassung.

Ich bin mir bewußt, mit den dargebrachten Beispielen die vorhandenen Modalitäten keineswegs erschöpft zu haben. Auch hätte sich bei weiterer Ausdehnung der Versuche wohl noch manche interessante biologische Einzelheit konstatieren lassen. Jedoch ist nicht zu erwarten, daß dadurch wesentliche andere und neue Ergebnisse über das Verhalten der normalerweise in Luft und am Licht vegetierenden Pflanzen bei abnormaler Bedeckung mit Erde und über die Beeinflussung derselben durch den Boden, deren Feststellung das Hauptziel dieser Arbeit ist, gezeitigt würden. Diese Ergebnisse bestehen in folgendem:

Von den besonderen physikalischen Verhältnissen des Erdreichs (gegenüber denen der Atmosphäre) wirkt nur die Dunkelheit als Außenreiz auf die Pflanzen und bedingt formative Änderungen, die Pflanzen etiolieren im Boden. Die Erde als fester Körper beeinflußt sie nur mechanisch. Änderungen im Habitus, Bildung oder Rückbildung von Organen durch Kontaktreiz, etwa zum Zwecke der Herstellung einer mechanisch vorteilhafteren Gestalt, ist bei den Sprossen, für welche Erdbedeckung etwas Abnormales ist, nicht zu beobachten. Fehlen sie doch selbst zu der Zeit, wo die Triebe normalerweise mit dem Boden in Berührung kommen. Fälle, in denen durch Kontaktreiz mechanisch zweckmäßige Bildungen erzeugt werden, wie die Protuberanz am Knie des Kotyledon von *Allium*, bleiben vereinzelt, und selbst hier muß sich zur Reibung der weitere Faktor des Lichtmangels gesellen. Der Habitus der Pflanzen nach dem Durchdringen höherer Erdschichten ist somit bedingt durch die Dunkelheit als Reiz und die Erde als mechanisch hemmende Masse.

Die Reaktionen der Pflanzen auf die Dunkelheit sind durchweg so beschaffen, daß sie das Eindringen fördern. Nicht nur strecken sich die Internodien stärker und reagieren die Blätter hinsichtlich ihrer Größe in vorteilhafter Weise, sondern auch die Stellung der Organe wird durch den Lichtmangel in mechanisch zweckmäßiger Weise modifiziert (Inversstellung des Gipfels bei zahlreichen Dikotylen, Vertikalstellung der Blätter). Läßt sich somit das Etiolement als Anpassungserscheinung an einen übermäßig langen Aufenthalt im Boden beurteilen, so ist doch zu bemerken, daß die Anpassung keineswegs vollkommen ist. Das lehrt das Verbiegen und Zerbrechen der Blätter bezw. Blattstiele *(Vicia Faba* usw.), ferner die Tatsache, daß eine Nutation des Gipfels in manchen Fällen *(Solanum)* bei Lichtmangel autonom erzeugt wird, aber doch zu spät, als daß sie im Boden nicht früher infolge Stauens des Gipfels mechanisch erzwungen werden müßte. Was die Stellung der Seitenorgane anlangt, so kann mechanische Pression denselben Effekt haben wie der Lichtmangel, in diesem Falle begünstigt der Boden das Eindringen. Im übrigen aber bereitet er der wachsenden Pflanze nur Hemmnisse, deren Maß die Höhe des Eindringens bestimmt. Starke Widerstände können durch große Festigkeit des Bodens, aber auch durch große Widerstandsflächen der Pflanze bei an sich geringer Widerstandskraft des Mediums bedingt sein.

Für das normale Durchbrechen sind die mannigfachsten Einrichtungen zur Herabminderung der widerstandbietenden Flächen, vor allem des eindringenden Gipfels, und zur Vermeidung von Schädigungen des späteren Lichtsprosses getroffen. Für höheres Eindringen ist es nun wesentlich, ob die Pflanze jenes Ziel mittels spezieller Organe oder, solcher entratend, dank gewisser Eigenschaften ihrer Organe erreicht. Was den zweiten Fall betrifft, so erinnere ich an die Nutation des Gipfels von *Vicia Faba* usw., die Vertikalstellung der Blätter von *Dahlia* sowie an die Rollung und Aufrechtstellung der Blätter von *Hyacinthus* und *Tulipa.* Diese Organe pflegen die genannten Eigenschaften (des Nutierens usw.) nach Beendigung des normalen Durchbrechens nicht sofort zu verlieren, sondern längere Zeit hindurch im Dunkeln in Luft, wenn auch in allmählich abnehmendem Maße, zu bewahren. Im Boden werden sie oft sogar durch den Druck desselben in voller Intensität beibehalten. Ja, diese Eigenschaften, meist bis zu einem gewissen Grade abhängig vom Lichtmangel, treten als Etiolements-

erscheinungen auch bei den gleichartigen jüngeren Organen zutage. Indem sich also die betreffenden Pflanzen lange Zeit im Besitze dieser das Eindringen fördernden Eigenschaften befinden, wird es erklärlich, daß sie hohe Bodenschichten gut bewältigen. Im Grunde ist ihre Form nach längerer Arbeitsleistung dieselbe wie am Beginn derselben (*Vicia Faba*, *Solanum*, *Dahlia*, *Hyacinthus*, *Tulipa* usw.). Allerdings fällt mit zunehmendem Alter die stärkere Entwicklung der Organe als hemmender Faktor mehr und mehr ins Gewicht. Anders liegen die Verhältnisse, wenn für das Durchbrechen spezialisierte Organe erzeugt werden. Diese haben eine Grenze ihrer Wirksamkeit, nach deren baldigem Erreichen der eigentliche Sproß bezw. die von ihnen geschützten Organe zum Eindringen gezwungen sind. In den meisten Fällen genügt ihr Bau mechanischen Ansprüchen, wie sie das Eindringen in das Erdreich stellt, nicht – deshalb werden eben besondere Organe entwickelt —, und demgemäß geht ihr Eindringen schlecht vonstatten (*Paeonia*, *Secale*, *Crocus*).

Die Art und Weise der mechanischen Beeinflussung der Pflanze durch den Boden richtet sich ganz nach der Form und Entwicklungsweise derselben. Deshalb läßt sich allgemeines über sie nicht aussagen. Dagegen wäre es, wie die Dinge liegen, möglich, im einzelnen Falle bei genauer Kenntnis des Entwicklungsganges der etiolierten Pflanze das Resultat des Eindringens in den Boden a priori anzugeben, wenn es nicht meist schwer fiele, alle Faktoren, welche auf das Resultat von Einfluß sind, zu berücksichtigen und das Maß der Bedeutung jedes einzelnen abzuschätzen. Jedenfalls verläuft der Entwicklungsgang im Boden ganz wie im dunklen Raume, selbst wenn der Pflanze erhebliche Nachteile dadurch erwachsen. So streben umhüllte Organe, Blütenstände usw. zu gewisser Zeit aus ihrer Hülle hervor, obwohl Berührung mit dem Boden für sie sicheres Verderben bedeutet.

In festem Boden lassen dikotyle Stengel und Blattstiele eine starke Dickenzunahme infolge Hemmung des Längenwachstums konstatieren. Die Monokotylen scheinen sich in dem Punkte anders zu verhalten resp. Differenzen im Verhalten der Kotyledonar- und Stengelorgane aufzuweisen[1]).

---

1) Ich will nicht unterlassen darauf hinzuweisen, daß offenbar auch unter den Dikotylen Ausnahmen von der Regel vorkommen. Die abnormerweise im Boden heranwachsenden Stengelglieder von *Silphium Hornemanni* erreichten bei weitem nicht die Länge der etiolierten und grünen. Doch entsprach die Dickenzunahme der Verkürzung nicht im geringsten. Ein analoges Bild gewährten die Parenchymzellen des Marks.

III.

Über die mechanische Wirkungsweise der nutierenden dikotylen Keimlinge im Boden.

Die Pflanzen durchbrechen den Boden entweder aufrecht oder mit herabgebogenem Gipfel. Während die mechanische Wirkungsweise der ersteren mehr oder weniger der eines Pfahls oder Nagels gleicht, etwas Besonderes über sie also nicht auszusagen ist, steht für die Wirkungsweise der zweiten ein so einfacher Vergleich nicht zur Verfügung. Sie bedarf daher einer eingehenderen Diskussion. Ehe man über die Druckwirkungen, die von dem gebogenen Gipfel ausgehen, etwas äußern kann, muß man natürlich die Wachstumsweise der nutierenden Stengel kennen, die mit ganz eigentümlichen Bewegungen der wachsenden Regionen verbunden ist.

Die Wachstumsverhältnisse der nutierenden Stengel hat schon Wiesner (1878) studiert. Er fand, daß an Stengelgliedern mit nutierender Spitze im oberen (nutierenden) Teile die Hinterseite stärker wächst als die Vorderseite, wodurch die Nutation zustande kommt, im unteren Teile aber die Vorderseite stärker als die Hinterseite. Daß diese Art der Wachstumsverteilung besteht, schließt er sowohl aus dem heliotropischen Verhalten der nutierenden Stengel als auch aus den an ihnen normalerweise wahrnehmbaren Krümmungen. Meine Befunde stimmen mit denen Wiesners vollkommen überein. Wenn ich im folgenden trotzdem von meinen Wachstumsuntersuchungen ausführlich berichte, so geschieht es, weil die von mir angewandte Methode die wesentlichen Tatsachen in einer für die Zwecke der nachfolgenden Untersuchungen geeigneteren, nämlich unmittelbar anschaulichen Weise zur Darstellung bringt, indem tatsächlich auf Vorder- und Hinterseite Wachstumsmessungen vorgenommen wurden, was Wiesner nicht getan hat.

Was diese Methode betrifft, so wurden am Bogen der gekrümmten Stengel auf der Vorder- und Hinterseite Tuschemarken mittels Pinsels angebracht. Die wünschenswerten gleichen Abstände derselben waren jedoch nicht durch Anlegen eines biegsamen Maßstabes zu erzielen. Es ist ganz unmöglich, den Maßstab an die scharf gebogene Vorderseite dicht anzulegen und während des Markierens unverrückt in seiner Lage zu erhalten. Vor allem aber geht es bei dieser Manipulation ohne Schädigung des Keimlings kaum ab. Ich habe es deshalb vorgezogen, die Tuschemarken nach

Augenmaß anzubringen und dann ihre Entfernungen zu messen. Der Einheitsabstand der Marken war willkürlich und wurde den jeweiligen Längen- und Formverhältnissen des Bogens der Versuchspflanze angepaßt. Er betrug im Mittel 1,0 bis 1,3 mm. Sofort nach der Markierung wurden die Zonen mittels Horizontalmikroskops gemessen und ein (4fach) vergrößertes (in Fig. 13 wieder verkleinertes) Bild des Keimlings in der Seitenansicht mit den Marken angefertigt. Zur Herstellung des Bildes, das die Größenverhältnisse genau wiedergeben sollte, diente eine photographische Kamera, die das Bild vermittels eines unter 45° angebrachten Spiegels auf horizontaler Fläche, einer mit durchscheinendem Papier belegten Glasplatte, entwarf, auf der die Umrißlinien und Marken bequem nachgezogen werden konnten. Gemessen und gezeichnet wurden die Keimlinge auch nach einer Versuchsdauer von ca. 24 Stunden. Alle Manipulationen vollzogen sich im Dunkelzimmer bei künstlicher Beleuchtung unter tunlichster Ausschließung zu starken Lichteinflusses, um den Erfolg längerer Belichtung, rasches Aufkrümmen des umgebogenen Gipfels, zu vermeiden. Die Pflanzen weilten natürlich auch während der Dauer des Versuchs im Dunkeln.

Das Auftragen der Marken nach Augenmaß hat eine verschiedene Größe der Zonen zur Folge, was auch in den Reihen I der Tabelle zum Ausdruck kommt. Die gefundenen Zuwachsgrößen für die einzelnen Zonen sind demnach nicht ohne weiteres vergleichbar. Sie werden es, wenn man aus ihnen die prozentischen Zuwachswerte berechnet, d. h. wieviel Prozent der ursprünglichen Größe der Zone der gefundene Zuwachs beträgt. Unter Zuhilfenahme der Zeichnung, die über die Lage der Zone Aufschluß gibt, läßt sich hiernach ein sicheres Urteil über die Wachstumsverhältnisse in verschiedenen ausgedehnteren Partien des Bogens fällen.

Aus einer größeren Anzahl von Versuchen mit *Ricinus communis*, *Helianthus annuus* und *Vicia Faba major*, die alle dasselbe Resultat hatten, wähle ich einen mit dem Hypokotyle der erstgenannten Pflanze aus, der für diese Zwecke besonders geeignet ist, weil er nicht so rasch aufkrümmt wie die nutierenden Stengel der anderen, die sich selbst im Dunkeln bald geradezustrecken beginnen. Die Zahlen der Reihen I und II der folgenden Tabelle geben die Längen der Zonen in Teilstrichen des Mikrometerokulars zu Beginn und am Ende des Versuchs (nach 24 Stunden) an; diejenigen der jüngsten (obersten) Zonen stehen voran. Die Reihe III verzeichnet die Zuwachsgrößen der einzelnen Zonen in Mikrometer-

H.

a		b			c		d				e						f	
1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	
16	16,5	16	13,5	15	13	14	13	15	16	16,5	18	16,5	16	17,5	17	17	17	I
29	28,5	29	24	25	16,5	17	13,5	15,5	16	18,5	20,5	20	18,5	20	18	17,5	18	II
13	12,0	13	10,5	10	3,5	3	0,5	0,5	—	2,0	2,5	3,5	2,5	2,5	1	0,5	1	III
81,3	72,7	81,3	77,8	66,7	26,9	21,4	3,8	3,3	0,0	12,1	15,1	21,2	15,6	14,3	5,9	2,9	5,9	IV

M. = **75,3** % M. = **4,8** %

V.

a		b		c	d		e						f	
14	15	15,5	14	15	16	16	16,5	16	17	16,5	18,5	17	17	I
25	25	22,5	17	21	30,5	30	23,0	20,5	19,5	17,5	20	18	17,5	II
11	10	7	3	6	14,5	14	6,5	4,5	2,5	1,0	1,5	1	0,5	III
78,6	66,7	45,2	21,4	40,0	90,6	87,5	39,4	28,1	14,7	6,7	8,1	5,9	2,9	IV

M. = **33,3** % M. = **89,0** %

teilstrichen, während sich in Reihe IV die prozentischen Zuwachse berechnet finden. Die obere Kolumne (H.) enthält die Zahlen für die Zonen der Hinterseite, die untere (V.) die für die Zonen der Vorderseite.

Verfolgen wir an der Hand der Tabelle (Reihen IV) und der Fig. 13, am oberen Ende des Stengelgliedes beginnend, das Wachstum der aufeinanderfolgenden Querschnitte, so wachsen die Zonen 1 und 2 beider Seiten stark, die Hinterseite aber etwas stärker als die Vorderseite. Der Unterschied im Wachstum der Zonen 3 ist sehr groß, und ebenso strecken sich die Zonen H. 4 und 5 prozentual viel stärker als die ihnen korrespondierende Zone V. 4. Dies stärkere Wachstum der Hinterseite äußert sich in einer während der Dauer des Versuchs zunehmenden Krümmung des Stengelabschnittes a–c. Die Krümmung des Teilabschnittes a–b ist nicht bedeutend, stark und wichtig dagegen ist das Krümmen der Region b—c, das also auf dem Wachstumsunterschied der Zonen H. 3, 4, 5 und V. 3, 4 beruht (vgl. Fig. 13).

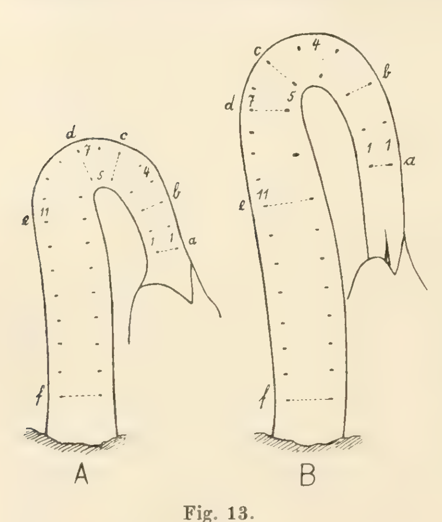


Fig. 13.

Im Sektor c–d mit den Zonen H. 6, 7 und V. 5 ist auf der Hinterseite das Wachstum relativ schwach geworden, wogegen auf der gegenüberliegenden Seite ein Ansteigen stattgefunden hat, so daß jetzt hier der prozentuale Zuwachs größer ist als dort. Das heißt, die Region wird ein wenig gerader. Doch wird sie in der Hauptsache passiv von der nachfolgenden Region d—e in eine mehr vertikale Richtung gedrückt. Die mit ihr zusammenhängende Region c—b würde hierdurch in etwa horizontale Lage gebracht werden, wenn in ihr keine Gegenbewegung, das soeben besprochene Krümmen, vor sich ginge.

Die Region d—e zeigt ganz auffallende Differenzen im Wachstum ihrer Vorder- und Hinterseite. Diese verlängert sich im Mittel um 4,8 %, jene dagegen um 89,0 %. Es muß selbstverständlich auch hier ein Krümmen stattfinden, das aber in diesem Falle auf das Geradestrecken eines gekrümmten Stengelstücks hinausläuft.

In der geraden Region e—f läßt das Wachstum nach der Basis zu nach; die Vorderseite wächst ein wenig stärker, doch ist die dadurch entstehende Krümmung unwesentlich.

Aus diesen verschieden gearteten Wachstumsverhältnissen der einzelnen Stengelabschnitte sind diejenigen in der sich krümmenden und der sich geradestreckenden Region hervorzuheben. Auf den dort vorzufindenden starken Wachstumsdifferenzen beruht es, daß der Stengel mit herabgebogenem Gipfel in Richtung seiner Achse beständig in die Länge zu wachsen vermag. Denn solches Verhalten stellt an das Wachstum ganz bestimmte Anforderungen, denen in folgender Weise genügt wird: Der Teil des Bogens (d – e), der an die aufrechte gerade Stengelpartie (e—f) anstößt, — er sei als Aufrichtungsregion bezeichnet — streckt sich energisch gerade und trägt dadurch zur vertikalen Verlängerung jener auch noch wachsenden Partie bei; zur selben Zeit krümmt sich die andere, die Kotyledonen tragende Hälfte des Bogens (c—b) — die Beugungsregion — stärker und erhält dadurch die Nutation des Stengels, die ohne dies infolge jenes Geradestreckungsvorgangs allmählich verschwinden müßte, wie es denn später beim Zuendegehen des Wachstums des Internodiums auch geschieht. Die Wachstumsdifferenzen, die diesen entgegengesetzten Krümmungen zugrunde liegen, müssen zur Erfüllung der vorliegenden Bedingungen stets beide realisiert sein. Denkt man sich die zweite Differenz fehlend, was einem beständigen stärkeren Wachstum der Hinterseite entspräche, und herrschten sonst dieselben Wachstumsgesetze wie bei geraden Stengeln, wo sich das Maximum des Wachstums gegen das Ende des Stengels bewegt, so müßte, da natürlich die ausgewachsenen Zonen gekrümmt blieben, der Stengel allmählich Spiralform annehmen. Es leuchtet ein, daß eine energische zweite Differenz für das Eindringen in den Boden von höchster Wichtigkeit ist, eine Erkenntnis, die uns bereits die Erfahrungen mit *Aspidium* gewinnen ließen.

Nun ist diese zweite Differenz an manchen Individuen keineswegs so stark wie in dem geschilderten Versuch. Auch die Beugungsregion wächst zuweilen auf den beiden Seiten weniger ungleich stark, und die Scheitelregion *(c—d)* kann sehr an Länge zunehmen sowie sich schärfer krümmen. Kombinieren sich all diese in einer Richtung liegenden Abweichungen von den Verhältnissen des beschriebenen Falls, so ist die Folge eine Verbreiterung des Bogens, die bei Kultur im Dunkeln in Luft und in lockerem Boden nicht

selten vorkommt. In widerstandsfähigerem Boden aber erfährt der Bogen mechanische Pressung, d. h. er wird eng, und das Wachstum bequemt sich der schärferen Biegung an, da der Bogen sich beim Wegfall des äußeren Druckes nicht verbreitert. Hier werden also die in dem geschilderten Versuche angetroffenen Verhältnisse, starke Differenzen im Wachstum anzutreffen sein, ja wohl in noch schärferem Maße. Das gibt sich oft schon äußerlich in einer zweiten Krümmung kund, die im Gebiet der zweiten Wachstumsdifferenz liegt. Besonders kräftig tritt sie an Keimlingen auf, die in festem Boden wachsen (Fig. 3 *B*). Da ist die Pressung des Bogens dermaßen, daß die Schenkel einander bis zur Berührung genähert sind und die Vorderseite geknickt erscheint. Hierzu kommt, daß in widerstandsfähigem Boden der aufrechte Schenkel abnorm dick wird. Die Folge ist eine außerordentliche Längenzunahme der gebogenen Hinterseite, wovon man sich an der Fig. 3 *B* überzeugt. Für die Vorderseite des herabgebogenen Schenkels bedeutet die Pressung umgekehrt eine Herabminderung ihrer Länge. Das Verhältnis der beiden Längen stellt sich also für die letztere sehr ungünstig. Vergliche man sonach beiderseits die Zellen, die soeben in die aufrechte Stengelpartie eintreten, so würde man sie in sehr verschiedenen Wachstumsphasen finden, die Zellen der Vorderseite würden sich noch sehr stark zu strecken vermögen, während die Zellen der gegenüberliegenden Seite dem Ende ihres Wachstums nahe wären. So erscheint die starke zweite Differenz, die sich nicht begnügt, die krumme Region gerade zu strecken, sondern ein Überkrümmen über die Normallage veranlaßt, ganz erklärlich. Besonders energische zweite Krümmungen habe ich bei Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* und *Ricinus communis* aus festem Boden beobachtet. Da kann es geschehen, daß sich dieselbe während des Herausnehmens der Pflanze aus der Erde sichtbar verstärkt. In dem festen Boden wurde die Vorderseite der Aufrichtungsregion offenbar an der angestrebten Verlängerung gehindert. Die dadurch entstehenden Spannungen mußten im Boden als Druck gegen diesen wirken, an der Luft führten sie durch elastisches Ausgleichen das Krümmen des Stengels herbei.

Die Nutation oder erste Krümmung des Gipfels, auf der ersten Wachstumsdifferenz beruhend, ist in den Anfangsstadien der Keimung eine positiv geotropische Reaktion bezw. bei Epikotylen der Leguminosen autonome Aktion der apikalen Stengelpartie (Sperlich, 1912, S. 524 und 607). Später, nachdem der geotropische

Stimmungswechsel stattgefunden hat, ist die im Boden in voller Stärke beibehaltene Krümmung auf mechanische Pressung zurückzuführen, da entsprechend alte Dunkelpflanzen ihre Nutation auszugleichen begonnen haben. Auch im Boden wird der Ausgleich angestrebt werden. Sowie die Pflanze aber Anstalten macht, ihren Gipfel emporzuheben, wird er rein mechanisch durch den widerstrebenden Boden zurückgehalten werden; bald wird sein Wachstum sich dem äußeren Zwang durch Beschleunigung auf der konvexen und Verzögerung auf der konkaven Seite anpassen, d. h. es wird wiederum eine Wachstumsdifferenz und damit eine Krümmung des Stengelendes von der ursprünglichen Intensität entstehen. Der positive Geotropismus ist also jetzt in seiner Wirkung durch die mechanische Pression ersetzt. In lockeren Sägespänen erweist sich die Kraft, welche beim Aufrichten des Gipfels wirksam wird, dem Widerstand des Mediums überlegen; denn der Ausgleich der Krümmung vollzieht sich hier oft genug. Auch wenn Pflanzen nahe an die Erdoberfläche gelangt sind, wenden sie zuweilen ihren Gipfel empor, weil der Boden dort von unten her aufgelockert ist, also nur mehr unzureichenden Widerstand bietet. Wenn ein Internodium am Ende seines Wachstums angelangt ist, streckt es sich unter allen Umständen, auch bei höherem Außendruck, gerade; denn dann wachsen die Zellen der Hinterseite kaum mehr, während diejenigen der Vorderseite sich noch energisch zu strecken vermögen. Der Prozeß wird durch Laubblätter oder Keimblätter, welche dem Stengelende inseriert sind, sehr erschwert.

Die Wachstumsuntersuchungen sollten die Grundlage für die Untersuchung der mechanischen Wirkungsweise der nutierenden Stengel im Boden bilden. Die in der Literatur bisher nur nebenbei angestellten Betrachtungen über diesen Punkt berücksichtigen ausschließlich die äußere Tatsache des zweischenkligen Bogens. Die Vorstellung, die man sich von der mechanischen Wirkungsweise im allgemeinen macht, deckt sich, wie mir scheint, mit derjenigen, welche aus den folgenden Worten Darwins (1881, S. 73) spricht, der nach einer zustimmenden Bemerkung über die Haberlandtsche (1877) Beurteilung der Nutation als eine Schutzmaßregel für die Sproßspitzen fortfährt: „Wir glauben indessen, daß einige Bedeutung auch dem zugeschrieben werden dürfte, daß der Hypokotyl, Epikotyl oder ein anderes Organ, wenn es zuerst gebogen ist, vermehrte Kraft erhält; denn beide Schenkel des Bogens

nehmen an Länge zu, und beide haben Widerstandspunkte, solange die Spitze innerhalb der Samenhüllen eingeschlossen bleibt; und hierdurch wird der Scheitel des Bogens durch die Erde mit zweimal so viel Kraft durchgetrieben, als diejenige beträgt, welche ein gerader Hypokotyl usw. ausüben könnte. Sobald indessen das obere Ende sich frei gemacht hat, ist die ganze Arbeit von dem basalen Schenkel allein auszuführen.“ Eine richtigere Ansicht als Darwin über die bei Annahme von zwei treibenden Säulen zustande kommende Kraftwirkung äußert Pfeffer (1893, S. 383f.): „Wenn sich aber bei den meisten Keimpflanzen ein bogenförmig gekrümmtes Stengelstück (Hypokotyl oder Epikotyl) durch den Boden drängt, so müssen hier biologische Motive berücksichtigt werden, die z. B. in Schutzerzielung oder in der Aufgabe das Endosperm auszusaugen gegeben sind. Denn im allgemeinen wird sich bei solcher Bogenform ein ungünstigeres Verhältnis zwischen dem Widerstand und der treibenden Energie (resp. den wirksamen Querschnitten) ergeben, selbst wenn, wie gewöhnlich, während der Arbeit des Durchbrechens der Spitzenteil noch im Samen gestützt ist. Damit kommen eben zwei wachsende Säulen für das Hinaustreiben des Bogenstückes in Betracht oder richtiger in dem sich vergrößernden Ringe ist die von jedem Punkt nach außen wirkende Kraft bestimmt, wenn die der Achse parallel wirkende Kraft und der Krümmungsradius bekannt sind. Doch wächst eben auch mit der Fläche des Bogens, selbst wenn diese dachig zugeschärft ist, die widerstandbietende Fläche in solchem Grade, daß die Summe der aufzuwendenden Arbeit zumeist wohl mehr als das Zweifache derjenigen Energiemenge ist, welche auf das Durchpressen einer einzelnen Spitze aufzuwenden sein würde.“ Der wesentliche Zug der auch in diesen Worten zum Ausdruck kommenden Auffassung ist, daß zwei treibende parallele Säulen und zwei Stützpunkte vorausgesetzt werden. Die Frage, wie die Pflanze gegen den Boden wirkt, wenn infolge Herausziehens des Sproßgipfels aus dem Samen bezw. des Sproßgipfels samt Samenschale aus der Erde nur mehr ein Schenkel die Arbeit leistet, ist noch nirgends diskutiert worden, obschon die Hauptarbeit, zumal wenn der Same tief ausgesät wurde, in dieser Form geleistet wird.

Ist denn aber überhaupt die Annahme von zwei treibenden Säulen mit je einem Stützpunkt für irgend ein Stadium der Keimung berechtigt? Bislang schloß man aus den Tatsachen, daß der umgebogene Schenkel im Samen oder in der Erde eingeklemmt

ist und sich verlängert, er besitze einen Stützpunkt oder Fixpunkt und sei als treibende Säule anzusprechen. Dieser Schluß ist deshalb nicht zwingend, weil zu jenen Tatsachen noch die hinzukommt, daß der umgebogene Schenkel — er sei mit *B* bezeichnet — nicht isoliert, sondern mit dem anderen, dem Schenkel *A*, verbunden ist. Er muß also noch weitere Bedingungen erfüllen, ehe er für aktive Arbeitsleistungen in Betracht kommen kann. Es genügt nicht, daß er gestützt ist und wächst, er muß in ganz bestimmter Stärke wachsen. Dieser Punkt ist es, der bisher nicht beachtet wurde, ebensowenig wie die Wachstumsverhältnisse im Bogen, die doch für die Mechanik sehr wesentlich sind.

Eine sonst nicht beachtete, aber, wie schon angedeutet, sehr wichtige Tatsache ist, daß die beiden Schenkel des Bogens nicht gleichmäßig an Länge zunehmen. Vergleicht man in gewissen Zeitintervallen, etwa aller 12 Stunden, die beiderseitigen Längenzunahmen, so erweist sich stets diejenige des aufrechten Schenkels als größer. Ich habe an Keimlingen von *Helianthus annuus* und *Ricinus communis*, deren Krümmung erst 90° betrug, also in Keimungsstadien wie sie Fig. 14, *1* zeigt, Messungen durchgeführt und gefunden, daß der Schenkel *B*, gemessen vom oberen Ende der Kotyledonen bis zum Scheitel der Krümmung, stets hinter dem anderen Schenkel, gemessen vom Scheitel bis zur Hypokotylbasis, an Zuwachs zurücksteht. Das Verhältnis der Zunahmen schwankt, beträgt aber häufig 2 : 1 und verschiebt sich späterhin noch vielmehr zugunsten des aufrechten Schenkels. Fernerhin geht das Durchbrechen nicht nur mit Bögen vor sich, deren Schenkel parallel laufen, sondern in den allerersten Keimungsstadien meist mit Bögen, deren Schenkel winklig aufeinanderstehen. Bemerkenswert ist vor allem der Fall einer Krümmung von 90°, der immer dann realisiert ist, wenn epigäisch keimende Samen in horizontaler Lage zur Entwicklung gelangen. Der eine durch den vertikalen Hypokotyl repräsentierte Schenkel *A* steht dann senkrecht auf dem Schenkel *B*, der durch den umgebogenen Hypokotylabschnitt samt Kotylen dargestellt wird. Unsere Untersuchung soll von diesem Falle ausgehen. Die Wachstumsverhältnisse im Bogen der um 90° gekrümmten Internodien liegen ganz analog denen der um 180° nutierenden Sprosse, nur sind die beiden charakteristischen Wachstumsdifferenzen entsprechend der schwächeren Krümmung geringer.

Es liegen also die Keimblätter, von der Samenschale umhüllt, horizontal im Boden, Wurzel und Hypokotyl haben sich vertikal

nach abwärts gesenkt (Fig. 14, *1*). Das Durchbrechen zum Licht beginnt mit dem Augenblick, wo das Widerlager des negativ geotropisch gewordenen Hypokotyls fest genug ist, um den aus seinem Längenwachstum resultierenden Druck nach aufwärts zu lenken. Der vertikale Schenkel *A* übt also auf den horizontalen Schenkel *B* einen Druck aus, der ein einseitiges Aufrichten des letzteren und damit Emporheben des Erdbodens über *B* zur Folge hat; unter *B* entsteht ein Hohlraum (Fig. 14, *2*). Das ist aber nicht der einzige Effekt des Wachstums von Schenkel *A*. Dessen ganze, noch kurze Vorderseite wächst anfangs stärker als die Hinterseite. Er krümmt sich daher in der Richtung vom anderen Schenkel weg, übt mithin auf diesen einen Zug aus, der jedoch gegenüber dem Druck gering ist, da die Wachstumsdifferenzen klein sind. Gleichzeitig verlängert sich der Schenkel *B*, jedoch in geringerem Maße als *A*. Er wird daher auf diesen einen Druck auszuüben vermögen, wenn er sich mehr verlängert, als die Länge des Wegs beträgt, den er bei völlig passivem Verhalten infolge des vom Schenkel *A* auf ihn ausgeübten Zugs zurücklegen würde. In den ersten Stadien des Eindringens, wo der Winkel der Schenkel nur wenig kleiner als 1 R ist, kommt diese Druckwirkung sicherlich zustande, weil das Verhältnis der beiderseitigen Längenzunahmen noch relativ günstig für den Schenkel *B* liegt. Der Erfolg dieses Druckes auf den Schenkel *A* ist analog dem von *A* auf *B*: *A* wird in schrägere Richtung gedrückt, als er ohne ihn eingeschlagen hätte, der Hohlraum im Boden wird breiter. Die Schrägstellung des Schenkels *A* in Fig. 14, *2*, *3* rührt möglicherweise von diesem Druck her. Wir gelangen zu dem Resultat, daß in den ersten Stadien der Keimung tatsächlich eine Zweisäulenwirkung, d. h. Arbeitsleistung beider Schenkel realisiert sein kann, wenn sie auch etwas anders beschaffen ist als die früher angenommene.



Fig. 14. *Helianthus annuus.* Erste Stadien der Keimung, durch eine Glaswand beobachtet. Nat. Gr.

Ohne Zweifel überwiegt aber die Leistung des Schenkels *A* die von *B*, denn jener nimmt immerfort mehr an Länge zu als

dieser. Das Längerwerden der Schenkel führt zu einer Verkleinerung des von ihnen eingeschlossenen Winkels. Dabei wird der Schenkel *A* nur wenig von *B* in der Richtung beeinflußt, er behält im großen und ganzen seine vertikale Stellung bei (Fig. 14, *4*). Dies erklärt sich aus seiner Steifheit und seinem kräftigen Wachstum, das zudem durch die negativ geotropische Eigenschaft des Stengels so gelenkt wird, daß keine größere Abweichung von der Vertikalen entsteht. Somit kommt die Verkleinerung des Winkels hauptsächlich auf Rechnung des Schenkels *B*, der teils passiv vom Boden, teils infolge aktiver stärkerer Krümmung der Beugungsregion in mehr und mehr senkrechte Stellung gedrückt wird. Die mechanische Folge der Verkleinerung des Winkels ist, daß der vom Schenkel *A* auf *B* ausgeübte Druck in zwei Komponenten zerfällt, von denen die eine weiterhin als Druck senkrecht auf *B* wirkt, während die andere sich als Zug auf *B* in Richtung von *B* äußert (Fig. 15). Der Zug ist bestrebt, den Schenkel *B* von seinem Stützpunkt um eine gewisse Strecke zu entfernen. Da der von den Schenkeln eingeschlossene Winkel sich mehr und mehr verkleinert, was eine Vergrößerung der Zugkomponente und des infolgedessen zurückgelegten Weges zur Folge hat, da der Schenkel *A* hierbei in der Hauptsache eine konstante, vertikale Richtung einhält und der Schenkel *B* sich nur in geringem und abnehmendem Maße verlängert, muß er beim Erreichen eines bestimmten Winkels, der von dem Verhältnis der Längenzunahmen abhängt, von seinem Stützpunkt weggezogen werden, um fortan keinen Druck mehr auszuüben (Fig. 14, *4*). Es findet hiernach ein ganz allmählicher Übergang von der Zweisäulenwirkung zur Einsäulenwirkung statt. Offenbar spielt aber die erstere, zum mindesten was ihre Dauer angeht, eine Nebenrolle.

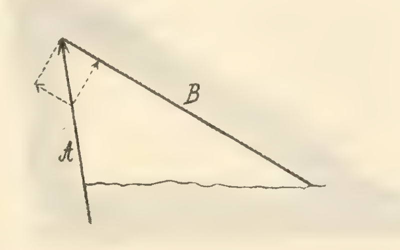


Fig. 15.

Das gilt auch von den hypogäisch keimenden Pflanzen, wo ein Epikotyl den Boden durchbricht, wie bei *Vicia Faba*. Beobachtet man hier die ersten Keimungsstadien genau, so gewinnt man den Eindruck, daß die eingeklemmte Gipfelknospe eine nennenswerte mechanische Leistung nicht vollbringen kann, daß sie viel-

mehr von Anbeginn unter Zug von seiten des aufrechten Schenkels steht. Einerseits wird sie sehr bald aus den sie einklemmenden Kotyledonen herausgezogen, andererseits erfüllen die jungen Blättchen, deren Wachstum hier als Kraftquelle in Frage käme, die Bedingung der Steifheit in unzureichendem Maße, und zum Ausbiegen ist trotz großer Annäherung der beiden inneren Kotyledonarflächen Raum gegeben. Es wird sich schwer sicher nachweisen lassen, daß der umgebogene Schenkel keinen Druck ausübt, das aber läßt sich mit Gewißheit behaupten, daß die eventuell dadurch zustande kommende Arbeitsleistung im Vergleich zu der Gesamtleistung beim Durchbrechen verschwindend gering ist. Die Hauptarbeit wird von dem aufrechten Schenkel geleistet.

Außer dem Verhältnis der Längenzunahmen der beiden Schenkel ist es noch ein weiterer Grund, der verhindert, daß der um 180° gebogene Gipfel den aufrechten Schenkel bei seiner Arbeitsleistung tätig unterstützt: Dem parallel zum Schenkel A verlaufenden Schenkel B fehlt ein Widerlager, da sich, wie früher bereits dargelegt, unter ihm keine Erde, sondern Luft befindet. Es kommt nicht etwa vor, daß sich der Schenkel B gegen die Wandungen des Kanals stemmt und so schieben hilft. Er wird passiv emporgezogen. Eine Zweisäulenwirkung kommt auch dann nicht zustande, wenn der nutierende Keimstengel auf ein Hindernis stößt. Die in solchem Falle ablaufenden Ereignisse veranschaulicht Fig. 16. Nach dem Auftreffen auf das Hindernis verbiegt zunächst der aufrechte Schenkel in seinen unteren Teilen. Dadurch geraten die (infolge der Wachstumshemmung sich verdickenden) oberen Partien allmählich in eine gewisse Schräglage. In der betreffenden Richtung gleitet der Keimling nunmehr an dem Widerlager entlang, an dessen Rande er sich geotropisch in die Höhe wendet. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Spitze des umgebogenen Schenkels nach dem Auftreffen des Keimlings auf das Hemmnis zeitweilig mit dem Erdboden in Berührung kommt (Fig. 16, bei x). Trotzdem vermag der Schenkel schwerlich Druck auszuüben. Denn sein Gegenüber nimmt stets mehr an Länge zu als er. Das Aufstoßen auf ein Hindernis hat niemals den Erfolg, daß die obersten Partien des aufrechten Schenkels sich nach der Seite des anderen Schenkels bewegen (dergestalt, daß ein bei A gelegener Punkt schließlich eine A' analoge Lage einnehmen würde), wodurch der Schenkel B auf Kosten von A an Länge gewänne; falls die übergewanderten

Partien sich dann streckten, wäre eine Aktivität beider Schenkel ja denkbar. Wenn der Sproßgipfel also um 180° nutiert, geschieht das Durchbrechen unter allen Umständen durch den Druck einer einzigen Säule.

Die bezüglichen Wachstumsverhältnisse sind ausführlich dargelegt worden. Sie sind ja vollkommen verständlich aus der Biegung des Stengels. Aber diese Biegung und das aus ihr sich ergebende Wachstum müssen die Fortbewegung im Boden und die Druckwirkung gegen ihn ganz eigenartig gestalten, ganz anders, als wie die einer geraden Wurzel beschaffen sind. Um eine deut-

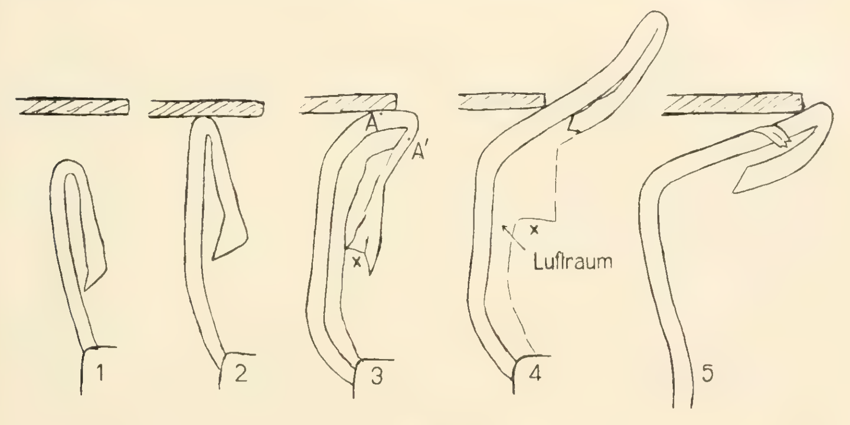


Fig. 16.

Einem Keimling von *Phaseolus multiflorus (1—4)* wurde durch eine Topfscherbe der Weg verlegt und sein Verhalten durch eine Glaswand beobachtet. Die jeweilige Form des Keimlings wurde durch Auflegen von Pauspapier auf die Glaswand abgezeichnet. Die Figuren ermangeln genauerer Einzelheiten, weil die Pflanze teilweise von Erde verdeckt war. Versuchsdauer 4 Tage. In *5* ist ein *Vicia Faba*-Keimling unter gleichen Umständen wiedergegeben. Verkl.

liche Vorstellung der Bewegungsweise der nutierenden Stengel im Boden zu gewinnen, verfahre man mit einem Gummischlauch folgendermaßen: Man fasse den Schlauch an den Enden und biege ihn ∩-förmig. Der von der linken Hand gehaltene Schenkel stelle den aufrechten Schenkel des nutierenden Internodiums dar, der von der rechten gehaltene das umgebogene Sproßende. Auf dem Tisch liegend, zwischen zwei in geringem Abstand parallel liegende Bücher geklemmt, wird der Schlauch in der Weise mit beiden Händen vorwärts geschoben, daß die Rechte sich schneller bewegt als die Linke. Die Bewegung des Schlauchs gibt dann ein voll-

kommen zutreffendes Bild von der Bewegung der wachsenden Regionen der Pflanze im Boden. Allerdings wirkt von den Kräften, die die Bewegung verursachen, die, welche beim Schlauch am rechten Schenkel angreift, bei der Pflanze links einseitig an dem Übergang der geraden Stengelpartie in den Bogen (Vorderseite der Aufrichtungsregion). Diesem Umstand läßt sich am Schlauch in der Weise Rechnung tragen, daß man mit der rechten Hand nicht den rechten Schenkel vorwärts schiebt, sondern links im Bereiche des Bogens an der Unterseite einen Druck nach links ausübt, während sich die linke Hand wie vorher verhält. Die Bewegung des Schlauchs ist dann ganz dieselbe wie früher, mit dem wesentlichen Unterschied, daß der rechte Schenkel gezogen wird, statt selbst zu drücken. Diese Art der Bewegung ist völlig verschieden von der eines Schlauchs, dessen Schenkel von beiden Händen in gleichem Tempo vorwärts gedrängt werden. Der Bogen wird in diesem Falle immer von demselben Schlauchabschnitte gebildet; es findet keine Bewegung in ihm statt, er ist in sich in Ruhe. Den Scheitel nimmt immer ein und derselbe Punkt ein, und jeder Punkt des Bogens bewegt sich geradlinig, parallel zu den Schenkeln. In diesem Falle könnte man vom Vorwärtstreiben eines Gewölbes reden, und so scheint man sich die mechanische Wirkungsweise der nutierenden Pflanzen bisher gedacht zu haben. In dem anderen Falle aber nehmen fortgesetzt andere Partien des Schlauchs die Bogenregion ein; während die einen sich geradestrecken, krümmen sich die andern. Der Scheitel ist in jedem Moment im Besitze eines anderen Punktes, und alle Punkte des Bogens wandern auf gekrümmten Bahnen schräg nach links hin. Die Verhältnisse dieses Falles entsprechen vollkommen denen der nutierenden dikotylen Keimpflanzen. Es ist wichtig, über das Verhalten des gebogenen Gipfels Klarheit zu haben, weil er es ist, mit dem die Pflanze gegen den Boden arbeitet und den übrigen wachsenden Stengelpartien Raum im Erdreich verschafft. Man kann bei den Keimlingen die Bahnen der Punkte des Bogens bestimmen, indem man am Bogen einen Punkt mit Tusche markiert, mittels der beschriebenen Zeichenkamera ein Bild des Keimlings auf der mit durchscheinendem Papier belegten Glasplatte entwirft und in gewissen Zeitabschnitten das Bild des Punktes auf dem Papier aufzeichnet, wobei natürlich weder Pflanze noch Apparat je aus ihrer ursprünglichen Stellung gebracht werden dürfen. Fig. 17 zeigt an *Ricinus communis* die Bahn des Punktes, der beim Beginn des Versuchs

den Scheitel einnahm[1]). Er bewegt sich erst in schräger Richtung, um nach gewisser Zeit eine senkrechte Bahn einzuschlagen. Die schräge Bewegung des Punktes ist zusammengesetzt aus einer vertikalen, zur Stengelachse parallelen Bewegung, verursacht durch das allseitig gleiche Längenwachstum des aufrechten Schenkels, und einer mehr horizontalen drehenden Bewegung, verursacht durch das Geradestrecken der gekrümmten Aufrichtungsregion. Die von einem bestimmten Zeitpunkt an einsetzende senkrechte Bewegung repräsentiert die erste Komponente[2]) rein und kommt zum Vorschein, wenn die Region, in der der Punkt liegt, der aufrechten geraden Stengelpartie angehört, d. h. wenn sie sich völlig gerade gestreckt hat und infolgedessen die drehende Komponente verschwindet. Diese letztere allein sichtbar zu machen, ist experimentell nicht leicht möglich. Man erhält eine Vorstellung ihres Verlaufs, wenn man in Fig. 13 die Aufrichtungsregion vor und nach dem Versuche vergleicht, indem man beide unter Verwendung von Pauspapier zur Deckung bringt; Linie *e* kann dabei als Beginn der Region gelten. Man bemerkt dann, daß die Bahn eines Punktes bei *d* eine gekrümmte Kurve von annähernd horizontalem Verlauf ist.

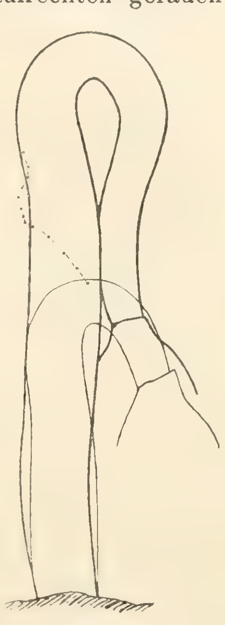


Fig. 17.

Ebenso wie die Bewegung der Bogenregion der nutierenden Keimlinge zusammengesetzt ist, resultiert der von ihr nach außen wirksam werdende Druck, vermittels dessen die Pflanze den Widerstand des Bodens überwindet, aus zwei verschiedenen Einzeldrucken, von denen der eine

1) Die erste Markierung des Punktes auf dem Papier geschah am 27. Aug. 1913 10¼ Uhr vorm., die letzte am 29. Aug. 1913 3 Uhr nachm. Im ganzen wurden 13 Markierungen, die des Nachts keine Unterbrechung erfuhren, vorgenommen. Die Zeitintervalle schwankten zwischen 3 und 7 Stunden, im Mittel betrugen sie 4½ Stunden. Die Pflanze weilte mit Ausnahme der kurzen Zeiten, welche das Markieren beanspruchte, im Dunkeln. In Fig. 17 ist die Originalzeichnung, ein viermal vergrößertes Bild des Keimlings, verkleinert reproduziert.

2) Die erste Komponente ist in Fig. 17 keine gerade Linie, weil der Stengel Nutationsbewegungen ausgeführt hat. Diese können bei diesen Versuchen außerordentlich stören, da natürlich die Bahn der Punkte durch sie beeinflußt wird. Die Fig. 17 entstammt einem verhältnismäßig sehr günstig verlaufenen Versuch, der Stengel ist ziemlich gerade empor gewachsen.

durch das allseitig gleiche Längenwachstum der aufrechten Stengelpartie zustande kommt, während der andere durch die Wachstumsdifferenzen der Vorder- und Hinterseite der Aufrichtungsregion des Stengels hervorgebracht wird. Die Bewegung und Druckwirkung der aufrechten geraden Stengelpartie, isoliert gedacht, ist in jeder Hinsicht analog der einer Wurzel. Der Druck hat die Richtung der Achse des Stengels, ist also in der Hauptsache vertikal. Dagegen ist, wie wir sahen, die infolge der Geradestreckung der Aufrichtungsregion zustandekommende Bewegung eine Art Drehbewegung, an der ein Stück des übrigen Bogens teilzunehmen gezwungen ist, und die Bahnen der Punkte des Bogens sind krummlinig. Die Kenntnis ihres Verlaufs ist deswegen von Bedeutung, weil man durch sie Aufschluß über die Richtung des von jedem Punkte nach außen wirkenden Druckes erhält. Denn diese stimmt mit der Richtung der Tangente an die Bahn des Punktes überein. Da diese letztere krummlinig ist, wechselt die Richtung beständig, eine mittlere Hauptrichtung der Kraftäußerung wird sich aber immer angeben lassen, zumal die Krümmungen der Kurven gering sind. Die Aufrichtungsregion hat bei ihrem Geradestrecken nicht nur sich selbst, sondern den ganzen übrigen Bogen in das Erdreich einzupressen. Da dieser nicht aus eignen Kräften, d. h. durch eigenes Wachstum Druck ausübt, sich also, abgesehen von den in entgegengesetztem Sinne verlaufenden Krümmungsvorgängen in der Beugungsregion, passiv verhält, drückt er in gleicher Richtung wie die Aufrichtungsregion selbst.

Die Druckkräfte der beiden Arbeit leistenden Regionen kombinieren sich, und demgemäß ist auch die Richtung des endlichen Druckes eine Resultante aus den Richtungen der beiden Einzeldruckkräfte. Sie ist bekannt, wenn man die Bahnen der Punkte kennt. Somit gibt die Bahn des Punktes in Fig. 17 gleichzeitig Aufschluß über die Richtungen des von diesem Punkt nach außen ausgeübten Druckes, ja, da die Bahnen der übrigen Punkte ganz analog sind, über die Richtung des vom Bogen ausgeübten Druckes überhaupt.

Der gesamte Druck der wachsenden Regionen verteilt sich nun auf die ganze Oberfläche des Bogens, und es fragt sich, an welcher Stelle desselben die ihr zur Verfügung gestellte Kraft am vollständigsten als Druck nach außen zur Geltung kommt. Man muß sagen: dort, wo der Winkel zwischen der Bahn des Punktes und der durch den Umriß des Bogens dargestellten Kurve sich am

meisten einem Rechten nähert; denn dort ist die Kraftrichtung senkrecht zur drückenden Fläche, und die Kraft kommt voll zur Wirkung, während andernfalls nur eine zur Fläche senkrechte Komponente der Kraft als Druck wirksam wird. Je mehr die beiden Kurven der Berührung zustreben, um so weniger wird nach außen ein Druck wirksam, die betreffenden Stellen des Bogens gleiten vielmehr am Boden hin. Hiernach zeigt Fig. 17, daß der Druck im Bogenbereich vom Scheitel ausgegangen basalwärts bis zu einem Maximum zunimmt, gipfelwärts bis Null sinkt.

Das mechanische Verhalten des Gipfels der nutierenden Sprosse erweist sich als grundverschieden von dem einer Wurzelspitze, und zwar ist es bedingt durch die Umbiegung der Sproßspitze. Es fragt sich nun, ob diese Stengel durch ihre Biegung im Vergleich zu einer Wurzel oder einem mit guter Spitze versehenen geraden Stengel beim Durchbrechen im Vorteil sind, ob der Nutation etwa neben der Bedeutung einer Schutzeinrichtung für die jungen Organe des Sproßgipfels die einer Kraftmaschine zukommt. Die Frage bezieht sich präziser allein auf die Aufrichtungsregion, denn der Bogen im ganzen bedeutet ja sicherlich eine Vergrößerung der Widerstand bietenden Fläche, die das Durchbrechen erschweren muß, da die zur Verfügung stehende Kraft resp. der wirksame Querschnitt sich nicht proportional der Oberflächenvergrößerung ändert. Durch die Umbiegung um 180^0 werden ja nicht einmal zwei treibende Säulen geschaffen, was einer Vergrößerung des wirksamen Querschnitts gleichkäme. Daß der Bogen das Durchstoßen behindert, geht übrigens daraus hervor, daß seine Oberfläche in widerstandskräftigem Boden auf ein Minimum reduziert wird, indem die Schenkel, die in Luft oder lockerem Boden infolge der Breite des Bogens oft beträchtlich voneinander abstehen, dort einander dicht angepreßt werden. Die Frage ist also, ob die auf starken Wachstumsdifferenzen beruhende Leistung der Aufrichtungsregion so außerordentlich ist, daß dadurch der Nachteil der Biegung, die zur Hervorbringung jener Wachstumsdifferenzen nötig ist, verschwindend klein wird. Die Aufrichtungsregion (Fig. 13) drückt mit einer Fläche, welche durch die Kurve $d-e$ repräsentiert wird, gegen den Erdboden. Sie macht bei ihrem Geradestrecken eine drehende Bewegung. Man wird ihre Wirkungsweise daher mit der eines einarmigen Hebels vergleichen dürfen. Der übrige Bogen erscheint dann als Verlängerung des Hebels. Nun sieht man, daß die Last, d. i. der Widerstand des Bodens, sich über den ganzen

Hebel (die Fläche *d—e*) verteilt, sich nicht auf einen dem Drehpunkte, der bei *e* zu suchen wäre, nahe gelegenen Punkt konzentriert. Die Region stellt also einen Krafthebel nicht dar. Somit ist die mechanische Nachteiligkeit der Nutation unbestritten.

Aber nur, wenn man eine Wurzel oder einen mit guter Spitze versehenen geraden Stengel zum Vergleich heranzieht. Die geraden Keimstengel besitzen jedoch keineswegs eine mechanisch gute Spitze. Sie wird ja entweder von Keimblättern oder dicht gedrängten jugendlichen Blättchen gebildet, und gegenüber einer solchen „Spitze" ist, wie der folgende Versuch lehrt, der Bogen doch vorteilhaft. Ich steckte im Dunkeln erwachsene, 4—5 cm lange *Vicia Faba*-Keimlinge, deren Gipfel sich fast aufgerichtet hatte, tief so in Erde, daß die Gipfel senkrecht im Boden standen, während die aufrechten Schenkel eine geringe schräge Richtung inne hatten. (Völlig gerade Stengel konnten deswegen nicht verwendet werden, weil deren Gipfelknospen infolge des Blattwachstums größer sind, als für den Vergleich statthaft ist.) Nach 2—3 Tagen wurden die Pflanzen aus der Erde genommen. Sämtliche Sproßgipfel waren um 180° gebogen, in allen Fällen war wieder eine Nutation vorhanden. Befanden sich die Pflanzen hinter Glas, so ließ sich beobachten, daß die Blätter des Gipfels gepreßt wurden und spreizten, sie stellten dem Vordringen offenbar einen außerordentlichen Widerstand entgegen. Die Pflanze fand also oben und unten ein Widerlager. Fortgesetztes Wachstum mußte somit zum Ausbiegen führen. Nur brauchte dies nicht immer in der Wachstumsregion zu erfolgen. Die Bogenentstehung ist mit den Verbiegungen, die die ausgewachsenen Stengelpartien bisweilen gleichzeitig erfahren, nicht auf völlig gleiche Stufe zu stellen. Es liegt hier eine Art plastischen Wachsens vor. Die wachsende Region befindet sich unter starkem Längsdruck, dem sie dadurch entgeht, daß sie seitlich zu einem Bogen auswächst. Ganz dasselbe Resultat hatten Versuche mit Keimlingen von *Helianthus annuus*, deren Kotylen anfangs völlig aufrecht standen und von der Samenschale umhüllt waren. Auch hier stellte die wachsende Region einen Bogen her, dann wurden die noch schräg nach oben stehenden Keimblätter rückwärts aus der Samenschale herausgezogen. Sowie die Pflanzen über den Boden gelangten, streckten sie sich wieder gerade. Die Versuche beweisen, daß der Bogen das Durchbrechen erleichtert, also auch mechanisch vorteilhaft ist.

Ein Vergleichsobjekt unter den Kraftmaschinen der Technik wird man für die nutierenden dikotylen Keimlinge nach diesen Ausführungen nicht mehr suchen.

Die Experimente zur vorliegenden Arbeit wurden im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Mein verehrter Lehrer, Herr Geh. Rat Prof. Dr. W. Pfeffer, hat mich dabei beständig mit wohlwollendem Rate unterstützt. Dafür sowie für alle sonst von ihm empfangene Anregung bin ich ihm zu dauerndem Danke verpflichtet. Auch Herrn Privatdozent Dr. Joh. Buder sage ich für freundliche Ratschläge meinen besten Dank.

Literatur-Verzeichnis.

Areschoug, F. W. C., Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. 1896. Acta reg. Soc. physiographicae Lundensis, 1895.

Darwin, Ch., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Aus dem Englischen übersetzt von I. V. Carus. Stuttgart 1881.

Ekkert, J., Über Keimung, Bestockung und Bewurzelung der Getreidearten. Dissertation. Leipzig 1873.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1900.

Haberlandt, G., Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Wien 1877.

Hering, F., Über Wachsthumskorrelationen in Folge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Bot., 29, 1896.

Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.

Klebs, G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, herausg. von Pfeffer, 1. Bd., Leipzig 1885.

Kraus, C., Zur Kenntnis des Verhaltens der Pflanzen bei verschiedener Höhe der Erdbedeckung. Forsch. auf d. Gebiete d. Agrikulturphysik, herausg. von Wollny, 12, 1889.

Massart, J., Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps. Bulletin du jardin botanique de l'État à Bruxelles, Vol. I, fasc. 4, 1903.

Neubert, R., Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*. Jahrb. f. wiss. Bot., 38, 1903.

Pfeffer, W., Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. XX. Bd. d. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Nr. 3. Leipzig 1893.

— —, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Leipzig 1897—1904.

Pringsheim, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.

Sachs, J., Lehrbuch d. Botanik, 4. Aufl. Leipzig 1874.

Schellenberg, H. C., Untersuchungen über die Lage der Bestockungsknoten beim Getreide. Forsch. auf d. Gebiete d. Landwirtschaft. Frauenfeld 1902.

Schütze, R., Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. Jahrb. f. wiss. Bot., 48, 1910.

Sperlich, A., Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte. Jahrb. f. wiss. Bot., 50, 1912.

Wiesner, J., Die undulierende Nutation der Internodien. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Klasse, 77, I, 1878.

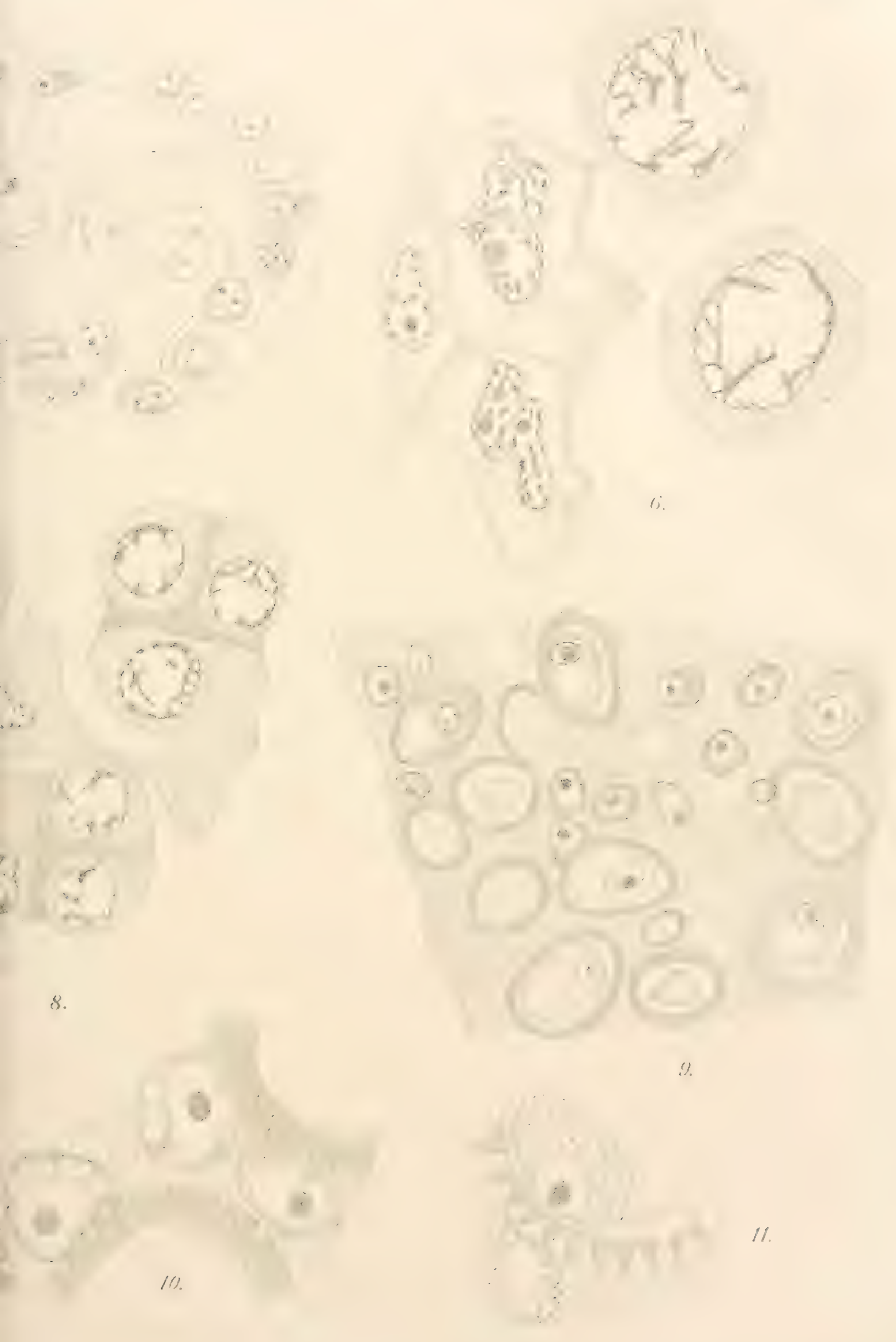
Wollny, E., Untersuchungen über den Einfluß verschieden tiefer Unterbringung des Saatgutes auf die Entwicklung und die Erträge der Kulturpflanzen. Journal f. Landwirtschaft, 32. Jahrg., 1. Heft, 1884.

Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band LV.

Inhalt.


1.
2.
3.
4.
5.
7.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer

Professor an der Universität Leipzig

Fünfundfünfzigster Band. Zweites Heft.

Mit 43 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1915

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 26. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12 a**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Mai 1915.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 10 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag, falls ein solcher gewünscht wird, 3 Mk. 50 Pfg. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Diesem Heft liegen Prospekte der Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin bei.

Über hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherungen an Sproßachsen, verursacht durch Paraffine.

Von

Ernst Schilling.

Mit 43 Textfiguren.

Einleitung.

Den Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchungen bildet eine Arbeit von P. Wisniewski: „Über Induktion von Lenticellenwucherungen bei *Ficus*“, erschienen im Mai 1910. (Bulletin de l'académie des sciences de Cracovie, Série B: sciences naturelles.) Der Verfasser teilt mit, daß es ihm gelungen sei, durch regelmäßiges, in mehrtägigen Abständen erfolgtes Bestreichen der Zweigoberfläche von *Ficus australis* und *elastica* mit flüssigem Paraffin Lenticellenwucherungen zu erzeugen. Wurden die Zweige häufig, etwa alle sieben Tage, paraffiniert, so erhielt er weiße Wucherungen, bei Zweigen, die in längeren Zwischenräumen bestrichen wurden, waren mehr oder weniger braune Wucherungen zu sehen. Das Auftreten der Wucherungen erfolgte teils schon nach wenigen Tagen, teils erst nach drei bis vier Wochen langer Einwirkung des Paraffins. Die ersten Wucherungen machten sich meist in der Nähe der Knoten der Zweige bemerkbar, später an den übrigen Teilen der Internodien. Manchmal können sie sich in regelmäßigen, längsverlaufenden Reihen anordnen, manchmal ganze Zweigteile bedecken.

Wisniewski untersucht dann auch den anatomischen Bau der Wucherungen und kommt zu dem Ergebnis, daß sie im Prinzip mit den Lenticellenwucherungen übereinstimmen, die man erhält, wenn man Zweige in feuchte Luft oder Wasser bringt. Diese Erscheinung ist ja längst bekannt und häufig untersucht worden, vgl. z. B. H. v. Schenk, 1889, v. Tubeuf, 1898, Deveaux, 1900, Küster, 1903. Die Wucherungen nun, die Wisniewski durch

häufiges Paraffinieren als weißliche Gebilde erhielt, verhielten sich anatomisch zu den Lenticellen so, daß sie eine starke Elongation in radialer Richtung entweder nur der Füllzellen, oder auch der Verjüngungsschicht und der Phellodermzellen zeigten. Die mehr bräunlichen Wucherungen wichen hiervon ab, indem die Zellen sich nicht nur ausdehnten, sondern auch Querwände anlegten; diese Veränderungen blieben außerdem nicht auf das Gewebe der Lenticelle beschränkt, sondern konnten sich auch auf darunter und seitlich davon gelegene Rindenzellen erstrecken. Ferner sind diese Lenticellenwucherungen charakterisiert durch die Anwesenheit von dicken Korkschichten, die sich nur unwesentlich durch schwache Streckung ihrer Zellen vom normalen Kork unterscheiden. Auch die Bildung der Korkschichten kann wieder seitlich der Lenticellenanlage, vornehmlich durch Beteiligung der Peridermzellen, erfolgen, so daß z. B. benachbarte Lenticellen dadurch verbunden werden können. Die beigefügten Mikrophotogramme geben wohl eine Übersicht, leider aber keine anatomischen Einzelheiten wieder. —

Worauf nun diese Wirkung des Paraffins beruht, ist nach Wisniewski noch unbestimmt. Es gelang ihm, an abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Zweigen von *Ficus* ebenfalls Lenticellenwucherungen zu erhalten, nicht aber, wenn die Zweige an der Pflanze belassen wurden und sich durch darübergezogene Glasröhrchen, die innen mit feuchtem Löschpapier ausgekleidet waren, in dunstgesättigter Atmosphäre befanden. Er zieht aus seinen Experimenten den Schluß, „daß durch die Wirkung des Paraffins und des Wassers die Wucherungen leichter, als in gesättigter Atmosphäre entstehen können. Die Wirkung des Paraffins also und des Wassers besteht zum mindesten nicht allein in der Hemmung der Transpiration; es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß hier überhaupt andere Faktoren mit im Spiele sind.“ Soweit die Arbeit von Wisniewski. —

Von sonstigen Reizwirkungen der Kohlenwasserstoffe aus der Paraffinreihe scheint nur der eine Fall bekannt zu sein, den Duggar (1901) beschreibt. Vgl. das Referat von Küster im Zentralblatt für Bakt. 1901, 2. Abt. VII, S. 937: „Von chemischen Agentien, welche die Keimung befördern, nennt Verf. zunächst Paraffin. Sporen von *Aspergillus flavus* keimten auffallend gut in destilliertem Wasser, das in Flaschen mit Paraffinverschluß aufbewahrt gewesen war. — Auf andere Pilze blieb Paraffin ohne Wirkung. *(Penicillium, Phycomyces)*.“ Für höhere Pflanzen ist jedenfalls irgendeine Reiz-

wirkung des Paraffins nicht festgestellt worden. R. H. Schmidt (1891) beschäftigt sich mit der Aufnahme fetter Öle seitens der Pflanze und macht in diesem Zusammenhang auch Versuche mit Paraffinöl an jungen Keimpflanzen von *Pisum sativum* und *Vicia faba*. Er kommt zu dem Ergebnis, daß das Paraffinöl sich wohl in den Intercellularen verbreitet, aber niemals imstande ist, in die lebende Zelle einzudringen. Auch eine Schädigung der Zellen war nicht festzustellen. Heller, der (1904) die Wirkung ätherischer Öle und verwandter Stoffe auf Pflanzen untersucht, verneint ebenfalls die Aufnahme von Paraffinöl in die lebende Zelle. Er betont auch, daß bei Kohlenwasserstoffen der gleichen Reihe die Schädlichkeit mit steigendem Siedepunkt abnimmt: Paraffin ist unschädlich, während z. B. Benzin und Petroleum starke toxische Wirkung haben. Krÿz (1813) gibt an, daß Balsaminen imstande sind, aus dem Boden, der mit Vaselineöl begossen wird, dieses aufzunehmen; das Öl dringt in Intercellularen und Gefäße ein, verbreitet sich überall hin und führt nach einiger Zeit den Tod der Versuchspflanzen herbei. Irgendwelche Wucherungen wurden nicht bemerkt. Wenn wir, für unseren Zweck, die Ergebnisse der genannten Arbeiten noch einmal überblicken, können wir sagen: Paraffinöl vermag nicht in lebende Zellen einzudringen, es ist für die Pflanze unschädlich und übt, von einem einzigen Fall bei Pilzsporen abgesehen, keine Reizwirkung aus; überzieht man jedoch Zweige von *Ficus*, so reagieren diese mit Lenticellenwucherungen. —

Die Aufgabe nun der vorliegenden Untersuchungen war es, näheres über die Entstehung der Lenticellenwucherung zu ermitteln, vor allem aber sollte geprüft werden, ob sich experimentell durch Paraffinwirkung weitere abnorme Gewebeveränderungen an Pflanzen erzielen ließen, wie sie unter anderen Bedingungen häufig auftreten: Intumescenzen, Hypertrophien, Hyperplasien. Bezüglich Nomenklatur und Einteilung dieser Bildungen wurde dem System von E. Küster gefolgt, wie er es in der „Pathologischen Pflanzenanatomie“ 1903 entwickelt hat. Wir sprechem demgemäß von Hypertrophie dann, wenn durch einen abnormalen Wachstumsprozeß, bei Ausschluß von Zellteilungen, abnorm große Zellen entstehen, und wir bezeichnen sowohl die einzelne Zelle, als auch eine ganze Wucherung als „Hypertrophie“. Im Gegensatz hierzu wollen wir „alle abnormalen Massenzunahmen, die durch Zellenteilung zustande kommen, als Hyperplasie bezeichnen“ (a. a. O. S. 132 ff.). Intumescenzen schließlich haben wir dann vor uns, wenn Hypertrophien lokal, an

engbegrenzten Stellen auftreten (vgl. S. 187). Im Laufe der Untersuchung wird Gelegenheit sein, weitere Bemerkungen über die eben genannten Gewebe und ihre Eigentümlichkeiten zu machen.

A. Zur Versuchsanstellung.

I. Die angewandten Stoffe.

Für die Versuche wurde in erster Linie Paraffinum liquidum benutzt. Es ist bekanntlich eine farblose Flüssigkeit von etwa ölartiger Konsistenz und stellt ein Gemisch dar von höher (über 300°) siedenden Kohlenwasserstoffen der Reihe $C_n H_{2n+2}$. Von hierhin gehörigen Stoffen wurden ferner benutzt: Oleum vaselini flavum, ein gelbliches Vaselinöl, und gelbe (sog. Cherborough-) Vaseline von der bekannten, etwa butterartigen Konsistenz. Auch fand eine Mischung aus gleichen Teilen Hartparaffin (Schmelzpunkt 42°) und Paraffinöl Verwendung; sie schmolz bei ca. 25°.

Die Stoffe waren chemisch rein; Verunreinigungen, die aus den Fabrikprozessen (Behandlung mit conc. H_2SO_4 u. conc. KOH) herstammten, wurden nicht festgestellt. Ein weißes Vaselineöl wurde verworfen, weil ihm Spuren von Dinitrobenzol beigesetzt waren. Für die Stoffe ist bekanntlich charakteristisch ihre außerordentlich geringe Reaktionsfähigkeit; für den lebenden Organismus sind sie ohne Bedeutung. Es war deshalb nicht zu befürchten, daß selbst bei längerer Versuchsdauer Veränderungen chemischer Natur eintraten. Allerdings soll nach Rahn (1906) ein *Penicillium* imstande sein, Paraffin als Kohlenstoffquelle zu benutzen, und nach Cola (1912) gedeihen die zu den Dictyosporeae gehörigen *Macrosporium* und *Trichaegum* auf Paraffinum liquidum; bei unseren Versuchen wurde jedoch keine Infektion beobachtet, das Paraffin blieb unverändert. —

Zum Vergleich wurden noch einige andere Stoffe herangezogen: Ölsäure, die bekanntlich eine ungesättigte Säure von der Zusammensetzung $C_{17}H_{33}COOH$ ist und, wie Schmidt zeigte, durch Zellmembranen zu diffundieren vermag; sie erwies sich als schädlich. Knochenöl (Gemisch der Glycerinester der Fettsäuren) erwies sich ebenfalls als stark giftig, es wird bekanntlich unter dem Einfluß des Luftsauerstoffes zersetzt. — Kakaobutter (bestehend

aus den Glyceriden der Palmitin-, Stearin-, Arachin-, Ölsäure) fand mit Vaseline gemischt (1 Teil mit 4 Teilen Vaseline) Verwendung.

Schließlich wurden noch 0,1 % wässerige Sublimatlösung und Kupferoxydammoniaklösung angewendet auf eine Mitteilung von N. Marx (1911) hin; sie erzielte mit diesen Stoffen Intumescenzbildung.

II. Zur Methode.

Alle Stoffe, deren Wirkung untersucht werden sollte, wurden mittels Pinsel auf die Zweige oder Blätter aufgetragen. Es empfahl sich die Anwendung mittelgroßer und mittelweicher Haarpinsel, da beim Bestreichen mit einem zu harten Pinsel locker gebaute Wucherungen sehr leicht zerstört wurden, mit einem zu weichen Pinsel aber war es schwierig, bei behaarten Objekten die Stoffe, besonders Vaseline, gleichmäßig aufzutragen. Die Abgrenzung der Versuchszonen auf den Zweigen geschah durch Baststreifen, die Länge der Zonen war etwa 5 bis 15 cm. Handelte es sich darum, ein äußerliches Sichausbreiten der dünnflüssigen Stoffe zu verhindern, so wurden ober- und unterhalb der zu bestreichenden Zone etwa 1 cm breite Ringe aus stark zusammengepreßter Watte fest um die Achse gewickelt und mit Bast befestigt. Brachte man je drei solcher Ringe an, so genügte dies selbst bei orthotrop wachsenden Trieben, um den flüssigen Stoff auf die Versuchszone zu beschränken. Bei längerer Versuchsdauer wurden außerdem die inneren, vollgesogenen Watteringe erneuert. Um ein Ausbreiten der flüssigen Stoffe (Paraffin- und Vaselineöl) leicht erkennen zu können, wurden diese bei manchen Versuchen mit Sudan III gefärbt, nachdem Kontrollversuche die Unschädlichkeit dieses Farbstoffes ergeben hatten.

Am einfachsten gestalten sich die Versuche mit Vaseline, die sich ja wegen ihrer Zähigkeit nicht ausbreitet. Hier genügte bis zum Auftreten von Wucherungen stets ein einmaliges Überziehen der Versuchszone und dann stetige Kontrolle. Es wurde erst wieder gestrichen, wenn die auftretenden Wucherungen den Vaselineüberzug durchbrachen, je nach Versuchszweck noch 2—3 mal oder noch öfters. — Ebenso verhielt es sich mit den beiden vorhin genannten. Nur mußten beide, da sie bei gewöhnlicher Temperatur fest waren, vor dem Auftragen erwärmt werden. Das Auftragen

erfolgte dann bei etwa 23° und wurde ohne Schädigung ertragen. Auch mußte darauf Bedacht genommen werden, daß gelegentlich heiße Sommertage die Masse zum Schmelzen brachten. — Häufigeres Pinseln erforderten die Versuche mit den flüssigen Stoffen: da sie sich nicht nur äußerlich ausbreiten, sondern auch in die Pflanzen eindringen und in den Intercellularen weiter geleitet werden, ist nach einiger Zeit (etwa ein bis mehrere Tage) die Versuchszone nicht mehr so von ihnen bedeckt, daß man von einem luftdichten Abschluß sprechen kann, worauf es gerade bei den meisten Versuchen ankam. Einmaliges Pinseln verursachte hier meist gar keine Wucherungen oder nur geringe Emporwölbung der Lenticellen. Andererseits zeigte sich, daß tägliches Bestreichen bei allen Versuchspflanzen schädigend und wachstumshemmend wirkte. So wurde auch, nach mehreren Probeversuchen mit *Syringa*, davon abgesehen, eine Versuchsmethode öfters anzuwenden, nach der über die Zweige eine Glasröhre gezogen und mit Paraffinöl gefüllt wurde; nur in einem Fall traten ganz geringe Lenticellenwucherungen auf, alle Versuchszweige starben bald ab. Daraus ergab sich als zweckmäßigste Methode eine häufige Kontrolle zur Feststellung, ob ein Bestreichen der Versuchszone nötig war, und darnach eventuelles Nachpinseln: bei schnell reagierenden Objekten jeden zweiten oder dritten Tag, bei anderen etwa jeden fünften und sechsten Tag; bei manchen genügte es, wenn alle 10—14 Tage der „Anstrich" erneuert wurde.

III. Der Verbleib der Stoffe.

Nach Schmidt und Heller wird Paraffin nicht in die Zellen aufgenommen, dasselbe wird von Vaseline und Vaselineöl gelten. Auch Kakaobutter vermochte nach Schmidt nicht in Zellen einzudringen.

Demnach ist die Beantwortung der Frage nach dem Verbleib der Stoffe (die doch, wie wir schon erwähnten, außer Vaseline der erneuten Auftragung bedürfen) und damit auch nach dem Zustandekommen ihrer Wirkung im wesentlichen eine physikalische.

Die einfachsten Verhältnisse ergibt hier natürlich die Vaseline: untersucht man die überzogenen Pflanzenteile mikroskopisch, so sieht man wohl, daß die Masse überall die Oberhaut überzieht, aber nirgends in die Pflanze eindringt, selbst nach monatelanger Einwirkung nicht. Nur dort, wo hervorgequollene Wucherungen

wieder neu überpinselt wurden, findet sie sich spärlich in den Intercellularen zwischen den Wucherzellen, sie ist beim Pinseln hineingekommen. Der Vaselineüberzug bleibt also nur oberflächlich, und wir erreichen damit, daß für die betr. Zone die Oberhaut, Spaltöffnungen und Lenticellen für Gasaustausch und Transpiration nicht mehr in Frage kommen. Anders verhält es sich mit dem Paraffin- und Vaselineöle. Einmal breitet es sich, wenn es nicht daran durch Watteringe gehindert wird, schnell äußerlich aus und überzieht Zweige, Blattstiele und Blätter. Auch an orthotrop wachsenden Zweigen ist ein beträchtliches Aufsteigen des Öles, das wohl durch die Unebenheiten der Rinde und Kapillarkräfte bedingt ist, zu konstatieren. (Ein in einem verschlossenen Standzylinder senkrecht aufgehängter, 1 cm breiter und 45 cm langer Fließpapierstreifen, der unten in ein Schälchen mit Paraffinöl taucht, war nach 4 Wochen bis obenhin vollgesogen.) Dann aber dringt es ins Innere und verbreitet sich durch die Intercellularen überall hin: ins Collenchym, Rindenparenchym, manchmal wurde es im Siebteil der sekundären Rinde (*Aesculus* u. a.) in nachträglich entstandenen Intercellularen geradezu gespeichert. Nur im Kambium und Holz wurde es nicht gefunden. Diese Ausbreitung im Innern konnte ohne Eingriffe natürlich nicht verhindert werden, und so wanderte das Öl denn z. B. durch Blattstiele in Blätter hinein und schädigte diese. (Gut beobachtet wurde dies z. B. bei *Sambucus* und *Ficus*). In den Luftwurzeln von *Philodendron* stieg das Paraffin ebenfalls z. B. bei einem Versuch 40 cm über die gepinselte Zone nach oben, nach unten bis zum 30 cm entfernten Vegetationspunkt; es brachte auf diesen Strecken die Lenticellen (die außerhalb der eigentlichen Versuchszone lagen und äußerlich vollständig frei von Paraffin waren) zum Wuchern! Wir erreichen also mit dem Pinseln hier nicht nur, daß die Oberfläche der Versuchszone für Atmung und Transpiration ausgeschaltet wird, sondern auch, daß im Innern durch Verstopfung und Ausfüllung der Intercellularen diese beiden wichtigen Funktionen für einzelne Zellen und Zellkomplexe erschwert werden: in welchem Grade, läßt sich natürlich nicht sagen, wenn sich aber bei der mikroskopischen Untersuchung Bilder fanden, derart, daß in Geweben auf weite Strecken hin buchstäblich jeder Intercellularenraum angefüllt war, so wird man mit einer ganz erheblichen Störung der Atmung und Assimilation, sowie der Transpiration rechnen dürfen. Wir haben also später auf diese Faktoren zu achten. Was das Eindringen der Flüssigkeiten betrifft, so erfolgte

dies, wenn man von Rissen und mehr zufälligen Öffnungen der Oberhaut absieht, durch die Lenticellen; am schnellsten dann, wenn aus diesen lockeres, interstitienreiches Wuchergewebe hervorquoll. In die lenticellenfreien Zweige *(Rosa, Kerria, Vaccinium)* drang das Öl überhaupt nicht ein, in den mit sehr wenig Lenticellen besetzten Zweigen *(Ilex, Sophora)* war es entweder nur in minimalen Spuren oder auch gar nicht zu finden; Wucherungen wurden auch nicht gebildet. Ebenso drang es nicht in die lenticellenfreien grünen Stengel ein. Auf welche Weise die Fortbewegung des Öles geschieht, ist mir nicht ganz klar: außer Kapillarkraft und Oberflächenspannung könnte eine Beteiligung lebender Zellen recht wohl in Frage kommen. Es wurde nämlich häufig beobachtet, daß Zellen in die mit Öl gefüllten Intercellularräume hineinwuchsen, und damit muß eine Verdrängung der Flüssigkeit verbunden sein. —

Um die Wegsamkeit der Intercellularen für Paraffinöl zu prüfen, wurde noch eine Anzahl Injektionsversuche mittels Pravazscher Spritze gemacht.

IV. Auswahl der Objekte.

Wisniewskis Untersuchungen bezogen sich nur auf zwei verwandte Pflanzen, *Ficus australis* und *F. elastica.* Es galt also festzustellen, wie weit die Erscheinung, auf Paraffinpinseln mit Lenticellenwucherungen zu reagieren, verbreitet war, und dieserhalb wurde mit einer ganzen Reihe von gleich zu nennenden Pflanzen experimentiert. Da ferner bekannt war durch die Arbeiten von Deveaux (1900), Küster (1903), Vouk (1909), daß Wasser oder feuchte Luft nicht nur an Zweigen, sondern auch an anderen, mit Lenticellen versehenen Organen, wie Wurzeln und Knollen, Wucherungen hervorrufen kann, sollte verursacht werden, ob gleiches vom Paraffin gälte; deshalb wurden Luftwurzeln von *Philodendron* sowie Kartoffelknollen behandelt. Dann sollte die Frage geprüft werden, ob sich durch Paraffin, unabhängig von Lenticellen, Wucherungen erzielen ließen; es wurden deshalb Zweige, die keine Lenticellen besaßen, Blätter und einige einjährige, lenticellenfreie Pflanzen mitbehandelt. Um auch während der Wintermonate Versuche machen zu können, wurden schließlich noch im Warmhaus befindliche Pflanzen, *Artocarpus integrifolia* und *A. Cannoni*, ausgewählt. Im folgenden sind alle behandelten Pflanzen zusammengestellt, und zwar gleich so getrennt, daß unter I diejenigen stehen, die mit Wucherungen reagierten, während die unter II genannten das nicht taten. Die

Benennung der Pflanzen ist die im botanischen Garten in Münster vorgefundene.

I.

Aesculus hippocastanum	*Philodendrom pinnatifidum*
Aesculus rubicunda	*Rhamnus frangula*
Artocarpus Cannoni	*Ribes aureum*
Artocarpus integrifolia	*Robinia hispida*
Catalpa Kaempferi	*Salix babylonica*
Clerodendron Bungei	*Salix longifolia*
Cydonia japonica	*Salix pentandra*
Ficus australis	*Salix viminalis*
Ficus elastica	*Sambucus canadensis*
Ficus Schlechteri	*Sambucus nigra*
Fraxinus excelsior pendula	*Spiraea concinna*
Justicia Neertii	*Spiraea sorbifolia*
Magnolia Kobushi	*Syringa Emodi*
Philodendron cannaefolium	*Ulmus americana*

Alle diese Pflanzen sind im Besitz von Lenticellen.

II.

Acacia pendula *Evonymus japonica*	Zweige sind schon von Natur mit Korkwucherungen bedeckt
Ginkgo biloba *Picea pungens* *Thuja Boothii*	Gymnospermen
Ilex europaeus *Sophora japonica*	mit sehr wenigen Lenticellen
Gleditschia triacanthos	mit mehr Lenticellen
Kerria japonica *Rosa spec.* *Vaccinium corymbosum*	Zweige ohne Lenticellen
Goldfussia anisophylla *Impatiens parviflora* *Mirabilis jalapa* *Pelargonium zonale* *Sonchus arvensis*	lenticellenfreie, grüne Stengel
Anthriscus silvestris *Heracleum sphondylium* *Polygonum cuspidatum* *Vicia faba*	In die hohlen Blattstiele und Stengel wurde Paraffin injiziert

Solanum tuberosum, Knollen mit Lenticellen
Vanda tricolor, Luftwurzeln ohne Lenticellen

Aesculus rubicunda	Laubblätter
Clerodendron Bungei	
Goldfussia anisophylla	
Mirabilis jalapa	
Salix longifolia	
Impatiens parviflora	

Weitere Bemerkungen hierüber folgen im physiologischen Teil.

B. Anatomischer Teil.

I. Versuche mit *Clerodendron Bungei*.

Von dieser Staude wurden kräftig wachsende, ca. 1 m hohe Triebe der Wirkung von Paraffin und Vaseline ausgesetzt. Es mag hier noch darauf hingewiesen werden, daß in gleicher Weise und unter gleichen äußeren Bedingungen außerdem noch wässeriges 0,1 proz. Sublimat und Kupferoxydammoniaklösung angewendet wurden; Wucherungen ließen sich hiermit nicht erzielen.

Die Versuchspflanzen befanden sich größtenteils im Freien, jedoch wurden für die Untersuchung auch solche Wucherungen benutzt, die an eingetopften Exemplaren oder an Pflanzen, die für Potometerversuche benutzt wurden, auftraten.

Paraffin-Versuche.

Die Pflanze gehört zu den am schnellsten reagierenden Objekten. Zwei Triebe, die am 21. Juli 1912 je auf eine Strecke von 8 cm gestrichen wurden, zeigten bereits nach 4 Tagen ein deutliches Anschwellen der Lenticellen. Am 3. Juli brachen dann die Wucherzellen durch und traten als lockere Häufchen zutage. Sie erschienen zuerst noch durch Reste von ursprünglichen Füllzellen mehr oder weniger bräunlich. In den folgenden Tagen dehnten sich die Lenticellen nicht nur in die Breite, sondern auch in die Länge, und verschmolzen miteinander, so daß am 18. Juli die ganze Paraffinzone von ± breiten, in der Längsrichtung des Triebes verlaufenden Rissen bedeckt war, aus denen Wuchergewebe hervorquoll. Die eine Pflanze wurde zur Untersuchung benutzt, die andere weiter gepinselt, mit dem Erfolg, daß schließlich die ganze Achse über

und über mit Wucherungen bedeckt war, während von der Epidermis nur noch locker aufsitzende Fetzen zu sehen waren. Anfang August begannen dann die Blätter schlaff zu werden und der Sproß starb ab. Bei anderen Versuchen, wo frühzeitig nach Auftreten der ersten Wucherungen mit dem Weiterpinseln aufgehört wurde, trat bald Bräunung und Verkorkung derselben ein. Im folgenden sind noch einige Reaktionszeiten zusammengestellt:

Nr.	1	gestr.	am	20.	Juni	13	reagierte	nach	4 Tagen,
„	2	„	„	21.	„	12	„	„	4 „
„	3	„	„	21.	„	12	„	„	4 „
„	4—6	„	„	28.	„	13	„	„	6 „
„	7	„	„	26.	Aug.	13	„	„	6 „
„	8	„	„	23.	„	13	„	„	9 „
„	9	„	„	26.	„	12	„	„	24 „
„	10—12	„	„	26.	„	13	„	„	5 „

Die Triebe, die zu Potometerversuchen verwendet wurden (also abgeschnitten waren und in Wasser standen), brauchten alle längere Zeit, zwischen 12 und 18 Tagen schwankend.

Bei den meisten dieser Versuche nahmen, wie eben geschildert, die pathologischen Veränderungen ihren Ausgang von den Lenticellen: stets trat aus diesen zuerst das Wuchergewebe hervor, und erst als sekundäre Erscheinung erfolgte das weitere Verschmelzen usw. Nun verhielten sich aber einige Triebe anders: die Lenticellen bekamen ebenfalls ein „glasiges“ Aussehen und schwollen an, die Wucherungen blieben dann aber verhältnismäßig klein und verschmolzen auch nicht miteinander; dafür war in der bestrichenen Zone und auch darunter an den Internodien eine deutliche Dickenzunahme zu sehen. So wies z. B. an einem Trieb ein Internodium vor Beginn des Versuches einen Durchmesser von 7—8 mm auf, durch das Pinseln mit Paraffin vergrößerte sich derselbe nach ca. 14 Tagen auf 10—11 mm. —

Ferner traten an mehreren Stellen zwischen den Lenticellen buckelförmige Anschwellungen auf. Die Epidermis lag zuerst noch intakt darüber, wurde dann später gesprengt, und aus diesen Rissen trat Wuchergewebe zutage, so daß nach einigen Tagen diese Stellen, die wir als „Intumescenzen“ bezeichnen wollen, kaum noch von eigentlichen Lenticellenwucherungen zu unterscheiden waren. Später konnte dann auch hier Verschmelzen der einzelnen Wucherungen eintreten.

Bei der jetzt folgenden anatomischen Untersuchung haben wir uns also Rechenschaft zu geben

1. über die eigentlichen Lenticellenwucherungen,
2. über die Dickenzunahme des Triebes,
3. über die Bildung der Intumescenzen.

Anatomie des normalen Triebes.

Schneidet man ein mittleres Internodium eines ca. 8 mm dicken Triebes durch, so erhält man folgendes Bild:

Außen liegt die einschichtige Epidermis, durch Anthocyangehalt violett erscheinend, reichlich mit Haaren besetzt. Darunter folgt ein etwa 5—7 Zellschichten starkes Collenchym, das seiner Bauart nach etwa eine Mittelstellung zwischen Bast und Plattencollenchym (nach der Definition von C. Müller, 1890) einnimmt. Es besitzt allseitig verdickte Wände und die Mittellamellen sind nicht zu erkennen, aber die radial verlaufenden Wandungen sind viel weniger stark, sò daß man wohl von tangentialen Verdickungsplatten, die ja für Plattencollenchym typisch sind, sprechen kann. In der äußeren, subepidermalen Zellreihe entsteht das Phellogen, das nach außen dünnwandigen Kork, nach innen eine Phellodermschicht bildet. Die jüngeren Internodien besitzen kein Phellogen, die ältesten haben schon ca. 4—6 Korkzellagen. Außerdem ist zu bemerken, daß sich im Collenchym bisweilen riesige, meist tangential verlaufende Spalten finden. Die Collenchymzellen besitzen Chlorophyll und etwas Stärke. Nach innen zu gehen sie in ein 3—5—7 Zellagen starkes Parenchym über; die Zellen sind rundlich, derbwandig, reich mit Chlorophyll und Stärke versehen. Auch hier treten wieder, in älteren Internodien, größere Rißbildungen auf. Die Bastfasern bilden in älteren Internodien durch Zwischenlagerung von Steinzellgruppen einen geschlossenen Ring, in jüngeren liegen sie noch als getrennte Bündel im Kreise angeordnet; sie sind meistens von Kammerfaserzellen umgeben, die Oxalatkristalle führen. Dann folgt der Siebteil der sekundären Rinde, der ungefähr dieselbe Breite wie der Parenchymgürtel aufweist, ein 3—5 Zellreihen starkes Kambium, schließlich Holz und Mark.

Die normalen Lenticellen heben sich als weißliche, etwa 2 mm lange, 1 mm breite, in der Längsrichtung des Triebes verlaufende Höckerchen von der Epidermis ab.

Unter den Lenticellen ist der Collenchymmantel unterbrochen, parenchymatisches, außerordentlich chlorophyllreiches Gewebe ist statt seiner zu finden; die äußeren Schichten stellen das Phelloderm der Lenticelle dar. Darüber liegt, sich seitlich an das Phellogen anschließend, die Verjüngungsschicht. Die aus dieser hervorgehenden Füllzellen sind, in jungem Zustand, farblos und schließen noch verhältnismäßig dicht aneinander, die älteren, weiter außen liegenden sind gebräunt, sie haben sich abgerundet und sind nur locker miteinander verbunden. Zwischenstreifen sind nicht vorhanden. Die Lenticellen der jüngeren Internodien sind noch lückenlos von der Epidermis überzogen, die der älteren haben diese gesprengt.

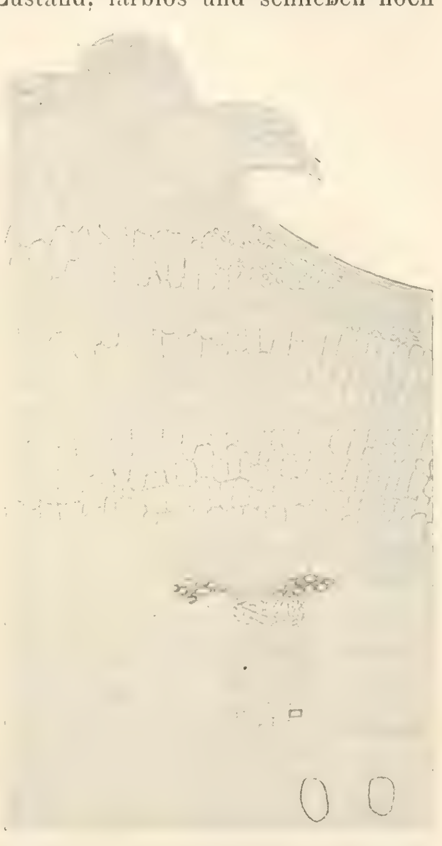


Fig. 1. *Clerodendron Bungei.* Querschnitt durch eine Wucherung. S = Schlauchzellschicht.

Die Entwicklungsgeschichte der Lenticellenwucherungen ist nun folgende: Zuerst beginnen die zuletzt gebildeten Füllzellen sich zu vergrößern und tonnen- bis schlauchförmig anzuschwellen, dann geht dasselbe mit den Zellen der Verjüngungsschicht vor sich. Alle diese Wucherzellen strecken sich regelmäßig in radialer Richtung nach außen, durchbrechen oder schieben die alten Füllzellen vor sich her und werden so allmählich als weißliches Wuchergewebe außen sichtbar. Dann fangen die chlorophyllreichen Zellen des Lenticellenphelloderms an, sich zu teilen, und es macht den Eindruck, als ob die Verjüngungsschicht allmählich zentripetal verlagert würde. Die Tochterzellen wachsen ebenfalls zu langen, zylindrischen Schläuchen aus (Fig. 1 S) und zeichnen sich vor den anderen, farblosen Wucherzellen durch ihren Chlorophyllgehalt aus; später schwindet jedoch auch dieser. Ältere Stadien zeigen dann auch

eine Beteiligung des unter und seitlich einer Lenticelle gelegenen Parenchyms: es treten Zellteilungen auf und die neuen Zellen wachsen zu radial orientierten, langen Schläuchen aus. Das Collenchym verändert sich nicht, zeigt aber, wie auch Mark, Markstrahlen, Holzparenchym, Siebparenchym viel weniger Stärke als in normalen Vergleichssprossen. Diejenigen Rindenparenchymzellen dagegen, die noch intakt sind, sind ganz angefüllt mit Stärke, und die aus ihnen entstehenden Schlauchzellen verlieren mit zunehmender Größe ihren Stärkegehalt wieder: alles deutet darauf hin, daß nach den Stellen der Wucherungen hin eine Leitung von Baustoffen erfolgt. Je weiter allerdings die Wucherzellen nach außen zu liegen kommen, desto lockerer wird der Zusammenhang, und schließlich können sie nur mit ihren Tangentialwänden verbunden sein, die großen Intercellularen sind dann mit Paraffinöl angefüllt. In solchen Stadien ist natürlich die Leitung sehr erschwert, die Zellen zeigen dann auch keine Spur von Stärke und Chlorophyll mehr und gehen schließlich zugrunde. Für das Absterben der ganz zu äußerst liegenden Zellen kommt jedenfalls noch die Berührung mit der Luft und die Beschädigung beim Pinseln in Betracht. Diese Zellen bilden dann mit den Füllzellen, die nicht mehr wachstumsfähig waren, eine bräunliche, mit Paraffin durchtränkte Masse, die in den Einzelheiten nicht mehr zu erkennen ist. Wird nun mit dem Pinseln aufgehört, so tritt Stillstand in der Wucherbildung ein, die typischen Schlauchzellen bräunen sich und sterben ab, und schließlich wird in einiger Entfernung darunter Wundkork angelegt. Die Wucherungen haben hier also noch mehr lokalen Charakter. Dies wird anders, wenn weiter gestrichen wird: äußerlich treten dann ja, wie eben geschildert, Rißbildungen auf, die mit Wuchergewebe erfüllt sind und schließlich die ganze Zweigoberfläche bedecken können. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß dann auch die Collenchymzellen sich beteiligen, indem sie zu langen farblosen Schläuchen heranwachsen; vielfach legen sie vorher mehrere Teilungswände an. Die dicken Cellulosewände werden dabei gedehnt, Chlorophyll und etwa vorhandene Stärke verschwinden, die Schlauchzellen sind zartwandig und ihre Wände färben sich mit Chlorzinkjodlösung nicht mehr violett. Wenn schon Periderm angelegt ist, so wachsen Phellogen- und Phellodermzellen ebenfalls aus, an einigen Stellen auch noch junge Korkzellen. Schließlich trat dann auch hier Bräunung und dann Absterben der äußeren Wucherzellen ein; das weitere Verhalten wurde nicht mehr untersucht.

Andere anatomische Bilder wiesen die verdickten Triebe auf. Die eigentliche Lenticellenwucherung blieb meist nur klein und kam für die Verdickung nicht in Betracht. Dafür beteiligte sich hier Parenchym und Kambium in ausgedehntem Maße. (Vgl. Fig. 1.) Alle Parenchymzellen in der bestrichenen Zone zeigen zuerst eine kleine Streckung in radialer Richtung, dann erfolgt in fast jeder Zelle die Bildung von ein, zwei oder drei tangential verlaufenden Querwänden, und jetzt erst setzt eine erheblichere Streckung ein, die die vorher rundlichen Zellen in riesige, radial orientierte, dünnwandige Schläuche verwandelt. Einige Zahlenangaben von einem bestimmten Versuch mögen die Größenzunahme illustrieren. Die Breite des ganzen Parenchymgürtels wurde bei normalen Kontrollachsen mit 5—7—9 Teilstrichen gemessen! Das ganze Wuchergewebe, das jetzt an Stelle des Parenchyms zwischen Collenchym und Bastbündeln lag, zeigte eine Breite von 90—100 Teilstrichen, also mehr als das Zehnfache des Ursprungsgewebes. Die längsten Schläuche liegen außen, d. h. stoßen direkt an das unveränderte Collenchym, und da in dieser Region auch der Zusammenhang der einzelnen Zellen am lockersten ist, so kommt es vor, daß die Zellen sich auch seitlich ausdehnen, und so resultieren riesige Zellgebilde von Keulen- oder Blasenform. Sonst zeigen die Schlauchzellen die ursprüngliche Breite der normalen Parenchymzellen. Erwähnt mag noch werden, daß manchmal zwischen typischen Schläuchen kleinere, mehr rundliche liegen, die aus irgend einem Grunde sich nicht ausgedehnt haben. Wenn man sich vergegenwärtigt, daß aus einer einzigen Parenchymzelle zwei, drei oder auch vier Zellen von so riesigen Dimensionen entstehen, wird man sich zu fragen haben, woher die nötigen Baustoffe kommen. Eine Hinleitung läßt sich wieder bei Beginn der Wucherbildung konstatieren; für die späteren Stadien, wo die Zellen ihren Zusammenhang fast aufgegeben haben, wird sie für die einzelnen Zellen nicht mehr in Betracht kommen, und so muß man annehmen, daß die Zellen dann auf sich selber angewiesen sind und schließlich an Erschöpfung zugrunde gehen. Mit der Verwandlung der derben Parenchymhaut in die zarte Membran der Schlauchzellen sind außerdem Veränderungen chemischer Natur verbunden: Reaktion auf Cellulosereagentien erfolgt nicht mehr. Hierüber wird weiter unten berichtet, da dieselben Verhältnisse auch für die durch Vaseline erzeugten Wucherungen gelten. Der zweite Faktor, der die Dickenzunahme bedingt, ist die Veränderung des Kambiumringes. Während es bei normalen Vergleichstrieben auf Querschnitten 3—5 Zellen

in jeder Reihe erkennen läßt, zeigt es bei verdickten, paraffinierten eine wechselnde Breite von etwa 13—22 Zellen. Außerdem produziert es nach innen Wundholz: die Zellen sind parenchymatisch, dünnwandig, nur einzelne geben Holzreaktion, die anderen aber Cellulosereaktion. In der sekundären Rinde konnten keine Veränderungen wahrgenommen werden, obschon in den Intercellularen reichlich Paraffinöl vorhanden war.

Die dritte Art von Veränderungen an der Achse bestand, wie vorhin geschildert, im Auftreten von buckel- oder pustelförmigen Anschwellungen. Auch diese kommen durch radiale Dehnung von Zellen zustande, und zwar geht hier das Phellogen in der Bildung der Wucherzellen auf. Man erhält also, je nachdem man ältere oder jüngere Internodien untersucht, etwas verschiedene Bilder: schneidet man einen Buckel an einem älteren Internodium quer, so zeigt sich dieser nach außen zu von den schon fertigen Korkzellagen, etwa 4—5 an der Zahl, bedeckt. Die zuletzt angelegte Korkschicht, das Phellogen selbst und das Phelloderm sind zu typischen Schlauchzellen geworden. Dabei zeigen auffälligerweise junge Buckel nur Vergrößerung, ältere dagegen nachträgliche Teilungen der Zellelemente. An jüngeren Internodien, wo das Phellogen eben im Begriff ist, die erste Korkzellage zu bilden, oder wo es selbst eben erst aus der subepidermalen Zellschicht entstanden ist, führt die radiale Zelldehnung die Bildung von Buckeln herbei, die außen nur von der Epidermis überzogen sind. Daß sich die Epidermiszellen an der Wucherung beteiligt hätten, konnte nie beobachtet werden, das intensive Wachstum der Schlauchzellen führt schließlich zum Zerreißen der Oberhaut. Das Collenchym bleibt an diesen Anschwellungen unbeteiligt, nur in ganz alten Stadien der Wucherungen, nahe vor dem Absterben der Pflanze zeigten vereinzelte Stellen Teilungswände und nachträgliche Zelldehnung.

Vaseline-Versuche.

Bei diesen Versuchen zeigten die Triebe ein ähnliches Verhalten wie die mit Paraffinöl behandelten. Es reagierten mit Anschwellen der Lenticellen:

Nr. 1	gestr.	am	20.	Juni	1913	nach	5 Tagen
„ 2	„	„	20.	„	1913	„	6 „
„ 3	„	„	21.	„	1912	„	5 „
„ 4	„	„	28.	„	1913	„	6 „

Nr.	5	gestr.	am	28.	Juni	1913	nach	8 Tagen
„	6	„	„	28.	„	1913	„	8 „
„	7	„	„	28.	„	1913	„	18 „
„	8	„	„	28.	„	1913	„	20 „

Nr. 7 und 8 waren abgeschnittene, zu Potometerversuchen benutzte Triebe.

Bei allen Versuchen war als erste Veränderung ein Anschwellen der Lenticellen zu beobachten. Dann quoll aus ihnen weißliches Wuchergewebe hervor und durchbrach die Vaselinehülle. Ließ man es nun bei dem einmaligen Bestreichen bewenden, so bräunten sich nach einigen Tagen die Wucherzellen und starben ab, und nach einiger Zeit hatte der Trieb dann ein ziemlich normales Aussehen. Wurde aber die Zone wieder mit Vaseline überzogen, so erfolgte nach wenigen Tagen wieder ein Herausdringen von Wuchergewebe. Bei fortgesetzter Behandlung nahm dann schließlich die ganze Zone erheblich an Dicke zu. So war z. B. bei Versuch Nr. 5 nach einem Monat (27. Juni — 28. August, 3 mal gestrichen) der größte Durchmesser der 6 cm langen Zone von 5 mm auf 7 mm gestiegen, das darüber befindliche Internodium wies 4,5 mm, das darunter befindliche 5,5 mm Durchmesser auf. Dabei hob sich die verdickte Partie ganz scharf, ohne allmählichen Übergang, von den normalen Teilen ab; darin besteht ein Unterschied gegenüber der Wirkung des Paraffinöls, er erklärt sich natürlich daraus, daß sich die zähe Vaselinemasse nicht ausbreitet. Die behandelten Triebe wuchsen normal weiter, Nr. 3 wurde erst im Oktober zur Untersuchung der verdickten Zone abgeschnitten. An einigen Trieben traten ebenfalls die beim Paraffinpinseln erhaltenen buckelförmigen Anschwellungen auf, sie platzten jedoch meist nicht auf, sondern es wurde auf größere Strecken hin die ganze Oberhaut emporgehoben, so daß schließlich die eigentlichen Lenticellenwucherungen kaum noch darüber emporragten. Wir haben also bei der anatomischen Untersuchung wieder zu unterscheiden zwischen

1. Lenticellenwucherungen, 2. Dickenzunahme der Zone, 3. Auftreibung der Oberhaut.

Die Lenticellenwucherungen zeigen die gleichen Bilder wie die durch Paraffin verursachten: zuerst wachsen also die jüngsten Füllzellen aus, dann die Zellen der Verjüngungsschicht, dann, nach vorheriger Teilung, die Phellodermzellen und darunter gelegenen Parenchymzellen. Allmählich teilen sich auch die Parenchymzellen

seitlich der Lenticellenanlage und bilden Schlauchzellen, die übrigens meist kürzer blieben als die von Paraffinversuchen herrührenden. Schließlich geht die Lenticellenwucherung in eine „Rindenwucherung“ über, der ganze Parenchymgürtel geht in der Bildung von Schlauchzellen auf; das Collenchym beteiligt sich nicht. Das Kambium hat an Stärke zugenommen und bildet nach innen einige Zellagen dünnwandigen, abnormen Holzes. — Die Untersuchung des Triebes Nr. 3 (gestr. am 21. Juni, 3. Juli, 30. Juli, abgeschnitten 29. Okt.) zeigte, daß folgende Veränderungen weiterhin vor sich gegangen waren: Die Epidermis ist vielfach zerrissen und tot, ebenso das Periderm. Die Wände der Collenchymzellen haben sich meist gebräunt, die Zellen sind tot; ebenso verhalten sich die Schlauchzellen, die vom Parenchym abstammen. Sie sind außerdem vielfach zerrissen, zwischen ihnen sind große Hohlräume entstanden. In der sekundären Rinde sind mannigfache Veränderungen vor sich gegangen: die Siebparenchymzellen hatten in radialer Richtung gewuchert, jetzt sind sie vielfach tot und zerrissen, dazwischen liegen tote und zerquetschte Siebröhren. Das Kambium hat sich abnorm verdickt und nach außen dünnwandige, etwa tonnenförmige, farblose Wucherzellen gebildet, die noch größtenteils leben. Diese ganze, zwischen Bastfaserbündeln und Holz liegende, abnorme Gewebepartie ist durchsetzt von großen, spaltenförmigen Hohlräumen, die in der Verlängerung der Markstrahlen nach außen verlaufen: es sind zerrissene Rindenstrahlen, die dem abnormen Wachstum nichtgefolgt sind. Ab und zu ist jedoch ein Rindenstrahl nicht zerrissen, dann sind seine Zellen nebst angrenzenden Siebparenchymzellen verdickt und verholzt. Diese verholzten Partien können, wie Längsschnitte zeigen, als längere Stränge in vertikaler Richtung verlaufen: man erhält beim ersten Betrachten den Eindruck von mechanischen Elementen. Bisweilen liegen auch am Rande der großen Spalten solche verholzten Komplexe. Im Holzkörper sind die Markstrahlen nirgends zerrissen, vielmehr fällt sofort auf, daß, im Vergleich zu normalen Trieben, ihre Masse gegenüber der des Holzes wesentlich zugenommen hat. Dies wurde durch Messungen bestätigt; die folgenden Zahlen geben an, wieviel von 100 Teilstrichen eines Mikrometerokulars einerseits auf das Holz, andererseits auf die Markstrahlen entfallen, ferner die Anzahl der Markstrahlen und die Zahl der Zellreihen, die die Markstrahlen zusammensetzen. Jede Zahl ist eine Durchschnittszahl, die aus je 20 Messungen gewonnen ist.

	Normal						Vaselineversuch			
Holz	84,5	85,4	85,3	85,4	86,9	84,8	78,6	75,2	74,9	73,6
Mark	15,5	14,6	14,7	14,6	13,1	15,2	21,4	24,8	25,1	26,4
Anzahl der Markstrahlen . . .	4,25	4,25	3,35	3,6	3,15	4,2	4,3	5,0	4,5	4,15
Anzahl der Zellreihen . . .	6,5	6,1	5,35	5,5	4,9	5,4	7,15	8,38	7,7	8,7

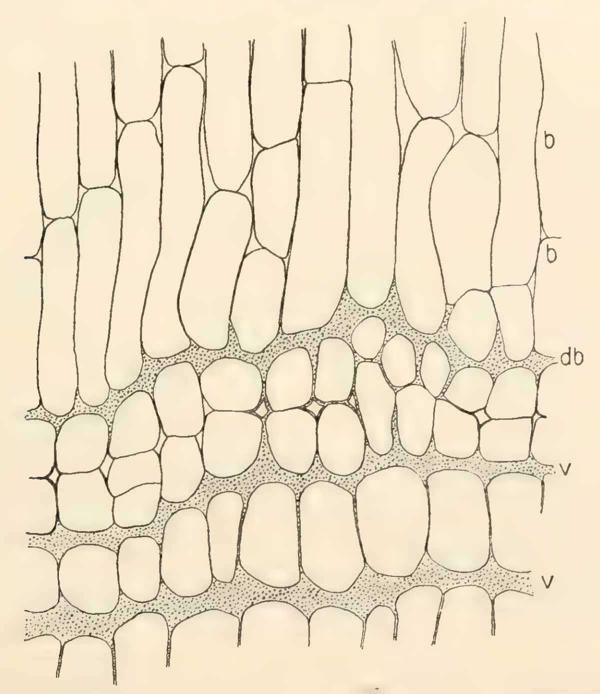


Fig. 2. *Clerodendron Bungei.* Vaseline-Buckel. Querschnitt. Chlorzinkjodfärbung. *b* = braun, *db* = dunkelbraun, *v* = violett. Leitz Obj. 7, Ok. I.

Die Auftreibungen der Oberhaut schließlich kommen ebenfalls durch Zellstreckung in radialer Richtung zustande, und zwar beteiligt sich außer dem Periderm, wie bei der Paraffinwirkung, auch noch das Collenchym in lebhafter Weise. Besonders gut läßt sich dies auf Querschnitten verfolgen: die einzelnen Zellen zeigen erst eine kleine Dehnung in radialer Richtung, dann werden tangential verlaufende Teilungswände angelegt (bis zu vier in einer Zelle!) und nun wachsen die eben entstandenen Zellen zu riesigen, dünnwandigen,

farblosen Schlauchzellen aus (vgl. Fig. 2. u. 3). An vielen Stellen kommen hierbei Bilder von großer Regelmäßigkeit zustande, indem die aus einer Collenchymzellage hervorgehenden Schlauchzellen jeweils genau die gleiche Länge haben; so bilden sie dann breite, tangential verlaufende Bänder, die mehrfach übereinander geschichtet sein können (vgl. Fig. 4). An anderen Stellen geht diese regelmäßige Anordnung wieder verloren, dadurch, daß manche Zellen nachträglich noch Teilungen eingehen. Mit diesem Vorgang kann sich nun noch häufig folgender verknüpfen: die Zellreihe des Collenchyms, die gerade zu äußerst liegt, erfährt auf eine größere

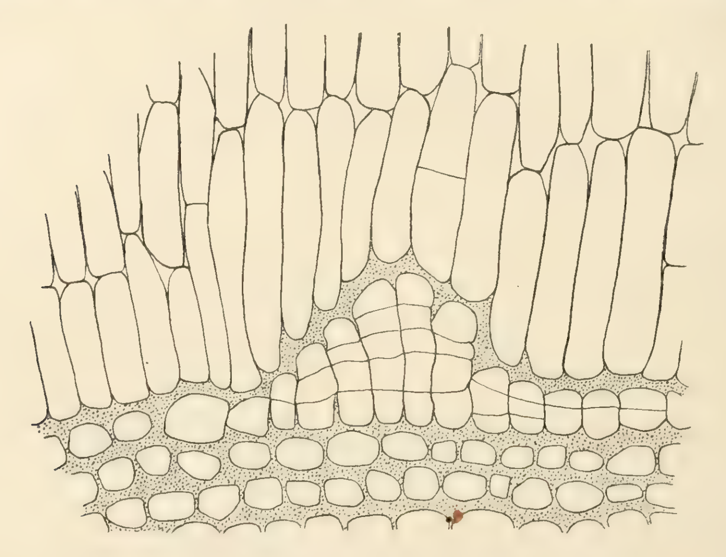


Fig. 3. *Clerodendron Bungei.* Vaseline-Buckel. Querschnitt. Leitz Obj. 7, Ok. I.

Strecke hin Dehnung in radialer Richtung. Die Folge davon ist, daß eine Zelluloseleiste, die aus den dicken Tangentialwänden besteht, abgehoben wird. Setzt dann in der Zellreihe das rapide Wachstum ein, so schieben die entstehenden Schlauchzellen diese Leiste immer weiter nach außen. An manchen Stellen nun wird sie aufgebraucht und verschwindet, an anderen Stellen aber bleibt sie erhalten und wird durch ungleichmäßiges Wachstum der Schlauchzellen ganz unregelmäßig verlagert. Solche dicken Leisten, die dann zwischen den farblosen, dünnwandigen Wucherzellen liegen, fallen schon durch ihre braune Farbe auf, sie sind auch nicht mehr so stark lichtbrechend wie normale Collenchymwände. Nach Zusatz

von Chlorzinkjod (vgl. Fig. 2) werden sie dunkelbraun, alle angewandten Reagentien auf Verholzung und Verkorkung versagten. Jodkali verstärkt die Färbung etwas, Zusatz von konz. Schwefelsäure bewirkt keine Färbung oder Auflösung. Anders verhalten sich solche Leisten, die eben abgehoben werden: sie geben typische Zellulosereaktion. Dazwischen gibt es Übergangsstadien, und man kann sagen, je weiter die Leisten nach außen verlagert werden, desto mehr zeigen sie braune Färbung und zunehmende Resistenz gegen Schwefelsäure. Auch die Wucherzellen weisen kein einheit-



Fig. 4. *Clerodendron Bungei.* Querschnitt durch einen Vaseline-Buckel.

liches Verhalten auf. Die Wände sich teilender Collenchymzellen und eben auswachsender Schlauchzellen nehmen, in Chlorzinkjod liegend, blaßblaue Färbung an, ausgewachsene Schlauchzellen werden mehr oder minder bräunlich, werden auch nicht, wie junge Wucherzellen, von konz. Schwefelsäure aufgelöst. Dabei geben sie keinerlei Holz- oder Korkreaktion, nur diejenigen, die an einer nach außen führenden Rißstelle liegen, haben etwas dickere, verkorkte Wände. Wässeriges Safranin färbt die Schlauchzellen gelbrot, Delafieldsches Hämatoxylin intensiv violett, nach Zusatz von verdünnter Essigsäure entfärben sich zuerst die Schlauchzellen,

dann die anderen Gewebe langsam. Rutheniumrot bewirkt intensive Rotfärbung.

Alle diese Reaktionen deuten darauf hin, daß mit forschreitender Wucherung chemische Veränderungen der Wandsubstanz vor sich gehen, die in einer Einlagerung von pektinhaltigen Verbindungen in die Zellulose zu bestehen scheinen. Dafür spricht noch besonders, daß nach 3 tägigen Verweilen in frischer Kupferoxydammoniaklösung die älteren Schlauchzellen nicht aufgelöst waren und sich mit Jodjodkali + Phosphorsäure braungelb färbten.

Man wird dies auffällige Verhalten der Zellmembran mit dem allmählichen Niedergang, der steigenden Degeneration der Zelle überhaupt in Verbindung zu bringen haben; Stärke und Chlorophyll sind verschwunden, der Kern ist öfters vergrößert und zeigt unregelmäßige Konturen, der Protoplast ist, wie später geschildert wird, permeabel geworden.

II. Versuche mit *Aesculus hippocastanum* und *A. rubicunda*.

Behandelt wurden:

1. Sproßachsen	3. Blattstiele
2. Achsen der Blütenstände	4. Blätter

mit folgenden Stoffen:

1. Paraffinum liquidum	4. gelbes Vaselineöl
2. Paraffin-Mischung	5. Ölsäure
3. Vaseline	6. Knochenöl.

Wirkung des Paraffinöls auf Sproßachsen.

Es wurden sowohl vorjährige, als auch diesjährige Achsen gepinselt, einmaliges Pinseln blieb immer erfolglos, erst nach 3 bis 5 maligem Pinseln begannen die Lenticellen anzuschwellen und dann zu wuchern. Einige Angaben von Reaktionszeiten mögen hier folgen:

Aesculus hippocastanum, vorjährig.

Nr.	1	gestr.	einmalig am 15. April 1912, reagierte nicht			
„	2		ebenso			
„	3	gestr.	15., 19., 24., 30.,	April,	reagierte	am 5. Mai
„	4	„	15., 19., 24., 30.,	„	„	„ 7. „
„	5	„	7. April 1913, reagierte nicht			
„	6	„	7. „ 1913,	„	„	

Nr. 7 gestr. 7., 10., 14. April, reagierte am 16. Mai

„ 8 „ 25. Juni, 3., 9. Juli 1913, reagierte am 16. Juli

„ 9 ebenso

„ 10 ebenso

„ 11 gestr. 5., 7., 10., Mai, reagierte am 28. Mai

„ 12 „ 5., 7., 10., „ „ „ 7. Juni.

Ähnlich verhielten sich vorjährige Zweige von *Aesculus rubicunda*. — Die im Frühjahr neu angelegten, grünen, schnell wachsenden Triebe, bei denen die Lenticellen erst als längliche, weiße Flecken zu sehen waren, reagierten teilweise nicht mit Wucherungen, die Blätter fingen an zu welken und vertrockneten (Paraffin wurde nicht in ihnen gefunden), schließlich bräunte sich auch die Achse, und der ganze Zweig starb ab. Andere dagegen reagierten, z. B.

Nr. 13 gestr. 25. Juni, 3., 9. Juli, am 14. Juli

„ 14 „ 5., 7., 10. Mai, am 23. Mai

„ 15 „ 13., 17., 20. Mai, am 7. Juni.

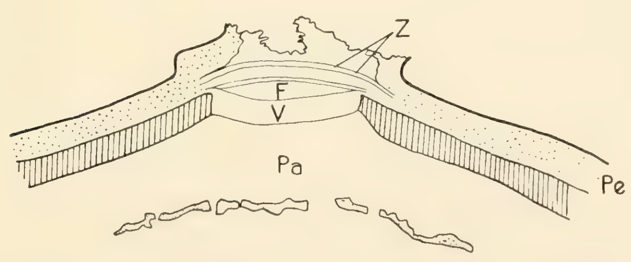


Fig. 5. *Aesculus Hippocastanum.* Schematisierter Querschnitt durch eine normale Lenticelle.
V = Verjüngungsschicht, *Z* = Zwischenstreifen, *F* = Füllzellen, *Pe* = Periderm, *Pa* = Parenchym.

Auch die jungen Zweige von *Aesculus rubicunda* verhielten sich so.

Bei allen Versuchen blieben die Lenticellenwucherungen verhältnismäßig klein; wurde die Behandlung mit Paraffin lange Zeit fortgesetzt, so verschmolzen sie manchmal miteinander, aber die Zweige starben dann ab. Die anatomische Untersuchung zeigt folgendes: zuerst wachsen die jüngsten, rundlichen Füllzellen zu langen, farblosen Schläuchen heran, dann geht die Verjüngungsschicht in der Bildung der Schlauchzellen auf (vgl. Fig. 5, 6 u. 7). Alle Wucherzellen sind ganz regelmäßig in radial nach außen verlaufenden Zellreihen angeordnet. Dem vermehrten Drucke, den sie ausüben, vermögen die Verschlußschichten nicht standzuhalten,

sie zerreißen in der Mitte der Lenticelle, wo sie am weitesten vorgewölbt sind, und nun quillt das weißliche Wuchergewebe nach außen. Die äußersten Wucherzellen bräunen sich, geben Korkreaktion und sterben ab. Dies scheint hier nicht so sehr infolge des völligen Verbrauchs von Baustoffen zu geschehen (enthalten die Wucherzellen doch vielfach noch etwas Stärke), als vielmehr deshalb, weil sie mit der Außenluft in Berührung kommen und beim Pinseln verletzt werden können. Das Lenticellenphelloderm beginnt dann

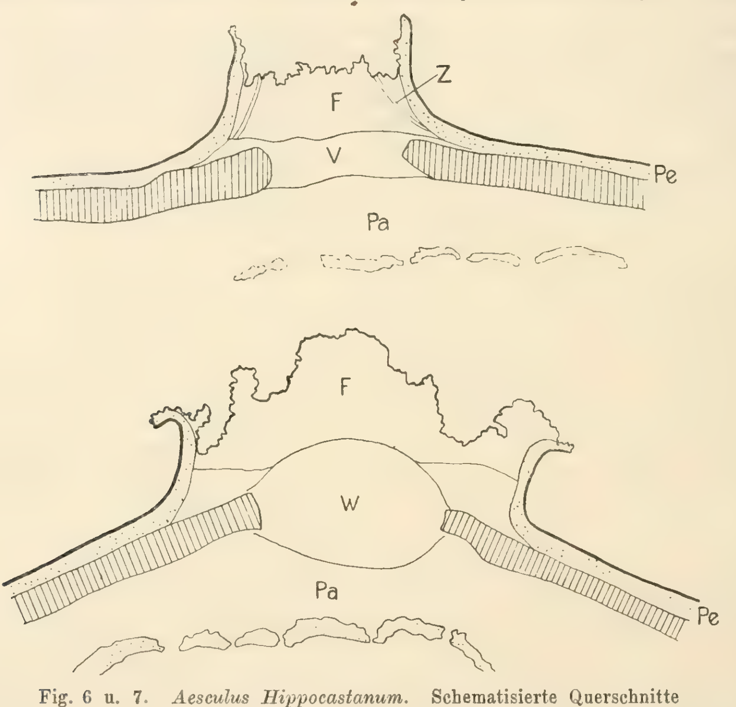


Fig. 6 u. 7. *Aesculus Hippocastanum.* Schematisierte Querschnitte durch eine Lenticelle nach Paraffinbehandlung.
V = Verjüngungsschicht, *Z* = Zwischenstreifen, *F* = Füllzellen, *Pe* = Periderm, *W* = Wuchergewebe, *Pa* = Parenchym.

tangential verlaufende Teilungswände anzulegen. Hört man in diesem Stadium mit dem weiteren Pinseln auf, so tritt eine weitere Ausdehnung der Wucherung nicht mehr ein. Nach einiger Zeit findet man dann die ganze äußere Partie der Wucherzellen gebräunt und tot, nach innen zu ist in einiger Zeit ein Korkmantel angelegt, der aus mehreren Zellagen besteht; die Zellen sind durch Teilung von Wucherzellen entstanden, sie haben etwas verdickte und verkorkte Wände. Darunter liegt noch eine ganze Partie von lebenden

Schlauchzellen. Man erkennt hier deutlich, daß eine Rückkehr von der hypertrophierten Zelle zur normalen anfangs wohl möglich ist: ihre Wände werden allmählich wieder dicker und geben Cellulosereaktion (die Schlauchzellen färben sich sonst mit Chlorzinkjod höchstens ganz blaßblau, wenn sie weiter außen liegen, braungelb), zarte tangential verlaufende Teilungswände werden gebildet, sie speichern allmählich Stärke, manche sind über und über damit angefüllt, auch der Chlorophyllgehalt nimmt wieder zu — kurz, die Zellen bekommen wieder ungefähr den Charakter normaler Parenchymzellen. Das Verhalten erscheint um so merkwürdiger, als sich

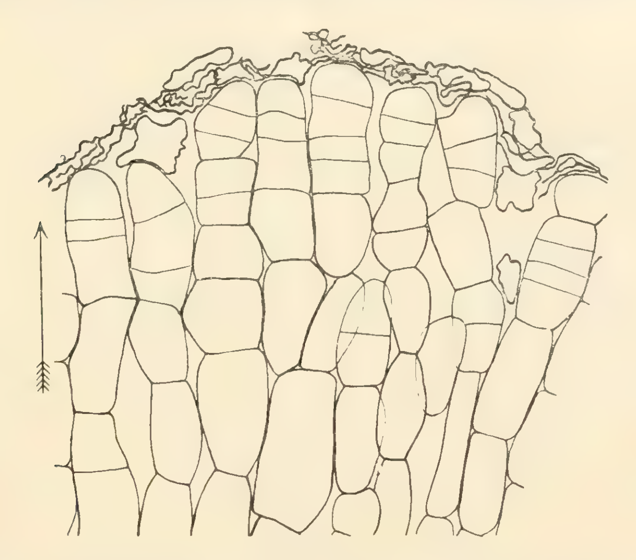


Fig. 8. *Aesculus rubicunda.* Querschnitt durch äußere Schlauchzellregion. Seibert 4 mm, Zeiß Ok. III. (Der Pfeil zeigt die Wachstumsrichtung an.)

in den Intercellularen noch sehr reichlich Paraffin befindet. — Werden die Wucherungen jedoch weiter mit Paraffinöl überzogen, so treten im Innern des Zweiges weitere Veränderungen ein, die sich äußerlich in einem Abblättern des Periderms bemerkbar machen. Dies geschieht vorzugsweise rund um die eigentliche Wucherung herum, aber auch sonst regellos an der ganzen Achse. Querschnitte durch solche Stellen zeigen, daß das Phellogen anstatt normaler Korkzellen nun ebenfalls dünnwandige, schlauchförmige Zellen produziert, die die vorhandenen Korkzellschichten zum Zerreißen und Abblättern bringen. Allmählich geht das Phellogen in der Bildung dieser Zellen auf, das Phelloderm tritt an seine Stelle und wird

ebenfalls aufgebraucht, und schließlich stößt der mehr oder minder breite Gürtel von Schlauchzellen direkt an das Collenchym an. An manchen Stellen (vgl. Fig. 8) wiesen zwei oder drei der zu äußerst liegenden Schlauchzellen tangential verlaufende Teilungswände auf, öfters bis vier in einer Zelle. Es konnte nicht mehr festgestellt werden, ob hier etwa Phellogen oder Phelloderm zentripetal Schlauchzellen gebildet hatten, oder ob diese Schlauchzellen, was wahrscheinlich war, zu nachträglichen Teilungen befähigt waren. — Das Collenchym bleibt unversehrt, nur selten, an den Rändern einer Lenticellenanlage, wachsen einzelne Zellen aus. Das Parenchym



Fig. 9. *Aesculus hippocastanum.*
Querschnitt durch wucherndes Parenchym. (Der Pfeil zeigt die Wachstumsrichtung an.

dagegen reagiert sehr lebhaft mit Zellvergrößerung und Zellteilung; die entstehenden Zellen bleiben meist kugel- oder tonnenförmig, andere wachsen in Intercellulargänge hinein und bekommen unregelmäßige Formen, alle sind dünnwandig. Sehr schön läßt sich das allmähliche Verschwinden von Stärke und Chlorophyll erkennen, die Kerne sind öfters vergrößert (vgl. Fig. 9). Bis an die Bastfaserbündel gehen schließlich diese Veränderungen. Die verästelten und verholzten Idioblasten verändern sich nicht. Noch spätere Stadien (von eingehenden Zweigen) zeigen, daß das ganze Parenchym durch einen breiten Gürtel von farblosen Wucherzellen ersetzt ist,

deren äußerste Lagen zu verkorken beginnen. Das Collenchym ist gebräunt und tot, ebenso die außen auf dem Collenchym sitzenden Wucherzellen. — In einem Falle blieb ein derartig mit Wucherungen besetzter Zweig am Leben und überwinterte; er blieb aber im Frühjahr in der Entwicklung zurück und starb im Sommer. Noch kurz erwähnt sei, daß an einem Versuchszweig von *Aesculus rubicunda* kleine, pustelförmige Anschwellungen auftraten, die lückenlos von der Oberhaut überzogen waren. Sie kamen zustande durch überreichliche Anlage von Phellodermzellen, die zahlreiche Oxalatdrusen enthielten. Merkmale für Hypertrophie konnten nicht festgestellt werden. Es erschien fraglich, ob hier überhaupt eine Wirkung des Paraffins vorlag.

Wirkung des Paraffinöls auf Blattstiele.

Die Blattstiele besitzen, worauf Haberlandt (1875) hinwies, deutliche Lenticellen und wurden deshalb ebenfalls mit Paraffin behandelt. Sie reagierten mit Wucherungen:

A. *Aesculus rubicunda.*

Nr.	1.	gestr.	13.	Mai,	nach	20	Tagen
„	2.	„	13.	„	„	22	„
„	3.	„	17.	„	„	24	„
„	4.	„	17.	„	„	24	„

B. *Aesculus hippocastanum.*

Nr.	1	gestr.	13.	Mai,	nach	47	Tagen
„	2	„	13.	„	„	47	„
„	3	„	17.	„	„	50	„
„	4	„	17.	„	„	50	„

Die Wucherungen blieben stets klein, am besten reagierten die Lenticellen an der Blattstielbasis, die oberen meist überhaupt nicht. Untersucht man die stärksten Wucherungen, so findet man von der eigentlichen Lenticellenanlage nichts mehr, sondern dünnwandige Wucherzellen. Die Epidermis ist gesprengt und zur Seite geklappt; ihre Zellen sind an solchen Stellen bis etwa zur doppelten Größe herangewachsen und haben unregelmäßige Formen

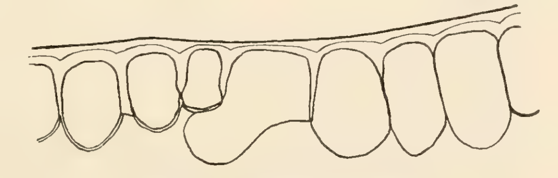


Fig. 10. *Aesculus rubicunda.* Querschnitt durch die hypertrophierte Epidermis. Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III.

angenommen (vgl. Fig. 10); zuweilen auch deutliche Teilungswände gebildet. Ihre allmähliche Vergrößerung läßt sich auch schon seitlich einer Lenticellenwucherung, wenn sie noch mit dem Collenchym in Verbindung stehen, gut verfolgen. Es ist dies der einzige Fall, wo eine Beteiligung der Epidermis festgestellt werden konnte! — Die Hauptmasse der Wucherzellen geht aus dem Parenchym hervor, vom Collenchym sind es nur einzelne, am Rande liegende Zellen, welche Teilungen und Größenzunahme unter Schwinden der dicken Cellulosewände erfahren. Die Parenchymzellen nun sind bald kugel- oder tonnenförmig geworden, dann ist auch eine starke Lockerung ihres Zusammenhanges zu konstatieren, bald zeigen sie zahlreiche, tangential verlaufende Scheidewände, so daß kambiumähnliche Bilder zustandekommen. Die Tochterzellen wachsen dann weiter außen zu farblosen, dünnwandigen Blasen oder Schläuchen heran. Ganz außen liegen auf der Wucherung zerrissene und gebräunte Wucherzellen. Besonders auffällig waren bei einer Anzahl von Wucherungen die starken Unterschiede in der Größe der Wucherzellen: mitten zwischen sich teilenden Parenchymzellen lagen dünnwandige Zellen, etwa birnförmig, von riesigen Dimensionen. Worauf diese Erscheinung beruhte, konnte nicht festgestellt werden. — Mehrfach wurde gefunden, daß die an Intercellularen grenzenden Wandpartien von gelockerten Parenchymwucherzellen gleichzeitig Holz- und Korkreaktion gaben. In den großen Wucherzellen war Chlorophyll und Stärke nicht vorhanden, die Kerne oft sehr stark vergrößert.

Wirkung des Paraffinöls auf Blütenstandachsen.

Auch die Achse des Blütenstandes besitzt Lenticellen, die besonders gut an der Basis entwickelt sind. Behandelt wurde nur *Aesculus rubicunda*. Es genügte ein einmaliges Bestreichen, um Wucherungen zu bekommen. Es reagierten damit

Nr. 1	gestr.	8.	Mai,	nach	8	Tagen
„ 2	„	8.	„	„	10	„
„ 3	„	19.	„	„	8	„
„ 4	„	19.	„	„	16	„

Die Wucherungen blieben klein, die ganzen Blütenstäude wurden bald abgeworfen.

(Nr. 4 hatte schon Früchte angesetzt.)

Die anatomische Untersuchung bot nichts auffälliges, die Wucherungen bestanden aus vergrößerten Parenchymzellen. Beteiligung der Epidermiszellen wurde nicht gefunden.

Wirkung des Paraffinöls auf Blätter.

Von beiden Pflanzen wurden jüngere und ältere Blätter auf der Ober- und Unterseite bald nur stellenweise, bald ganz und gar mit Paraffin überzogen. Es drang spärlich in die Blätter ein, nach einiger Zeit fingen die am stärksten bestrichenen (nach etwa 6 bis 10 Tagen) an, sich zu bräunen und abzusterben. Die anderen starben nur teilweise ab und blieben sonst leben. Wucherbildungen wurden niemals gefunden.

Wirkung der Vaseline auf Sproßachsen.

Es reagierten auf Bestreichen mit Vaseline mit Lenticellenwucherung:

Aesculus hippocastanum.

Nr.	1	gestr.	10.	Nov.	1911,	im Mai	1912	
„	2				ebenso			
„	3	„	15.	April	1912,	nach	36	Tagen
„	4	„	15.	„	1912,	„	38	„
„	5	„	7.	„	1913,	„	31	„
„	6				ebenso			
„	7	„	7.	„	1913,	„	40	„

Außer Nr. 7 waren alle Zweige vorjährig. Bei allen genügte einmaliges Bestreichen, nur Nr. 1 und 2 wurden im Laufe des Winters noch einmal überzogen.

Aesculus rubicunda.

Nr.	1	gestr.	7.	April	1913,	nach	24	Tagen
„	2	„	7.	„	1913,	„	28	„
„	3	„	7.	„	1913,	„	28	„

Die Zweige waren vorjährig. —

In allen Fällen blieben die Wucherungen klein und bräunten sich bald. Die anatomische Untersuchung ergab dieselben Verhältnisse wie bei jungen, durch Paraffin veranlaßten Lenticellenwucherungen: Zellvergrößerung der jüngsten Füllzellen und der Verjüngungsschicht, Zellteilungen mit nachfolgendem Auswachsen der Tochterzellen beim Phelloderm und wenigen darunterliegenden Parenchymschichten. Selten wurde auch eine Beteiligung der an die Verjüngungsschicht anstoßenden Phellogenzellen festgestellt. Weiteren Umfang nahmen die Wucherungen nicht an, die behandelten Zweige zeigten keine Schädigungen im Wachstum, ab-

gesehen von *Aesculus hippocastanum* Nr. 1. und 2: die im Frühjahr gebildeten Laubblätter blieben klein, behielten ihre Zwergform auch im Sommer und starben frühzeitig am Ende des Sommers.

Wirkung der Vaseline auf Blattstiele.

Bei beiden Versuchspflanzen ließen sich Lenticellenwucherungen erzielen, am besten wieder an der Basis des Blattstieles; alle Wucherungen blieben klein. An der Bildung waren beteiligt Verjüngungsschicht und Phelloderm der Lenticelle, sowie Parenchymzellen. Die Wucherzellen blieben rundlich bis tonnenförmig, Größenunterschiede wie bei den Paraffinversuchen wurden nicht gefunden, ebenso war eine Beteiligung der Epidermiszellen nicht festzustellen.

Wirkung der Vaseline auf Blätter.

Es wurden wieder Ober- und Unterseite ganz oder teilweise überzogen. Zuerst erfolgte Bräunung und Absterben von jüngeren, ganz überzogenen Blättern, dann von älteren. Von den stellenweise behandelten Blättern starben, meist erst nach längerer Zeit, nur die betreffenden Partien ab. Die Wirkung der Vaseline war bei weitem nicht so stark wie die des Paraffins. Wucherbildungen konnten nicht gefunden werden.

Wirkung der Vaseline auf Achsen des Blütenstandes.

Von *Aesculus rubicunda* wurden einige, reich mit Blüten besetzte Achsen behandelt; sie reagierten mit schwachen Wucherungen der Lenticellen:

Nr. 1 gestr. 19. Mai, nach 21 Tagen
„ 2 „ 19. „ „ 23 „

Das Wuchergewebe bestand aus vergrößerten, tonnenförmigen Zellen der Verjüngungsschicht, des Phelloderms und weniger Parenchymschichten. Das weitere Verhalten der Achsen und der Wucherbildungen wurde nicht mehr untersucht.

Wirkung der Ölsäure.

Behandelt wurden Sproßachsen beider Pflanzen, alle gingen, ohne Wucherbildung, nach etwa 3—10 Tagen ein.

Wirkung der Paraffin-Mischung.

Von beiden Pflanzen wurden vorjährige Triebe gestrichen, sie reagierten nach etwa 18—24 Tagen mit kräftigen Lenticellenwucherungen, die nicht näher untersucht wurden.

Wirkung des Knochenöls.

Von beiden Pflanzen wurden vorjährige Triebe gestrichen. Wucherungen traten nicht auf, nach etwa 30—40 Tagen erfolgte Absterben.

Wirkung der Mischung von Vaseline und Kakaobutter.

Diesjährige und vorjährige Triebe beider Pflanzen reagierten nach etwa 24 Tagen mit Lenticellenwucherungen; der anatomische Befund war derselbe wie bei den durch reine Vaseline verursachten.

Wirkung des Vaselineöls.

Es reagierten mit Lenticellenwucherungen

Aesculus rubicunda.

Nr. 1 gestr. 21. Mai 1913, nach 6 Tagen (diesjährig)
„ 2 „ 21. „ 1913, „ 9 „ (vorjährig)

Die anatomischen Veränderungen glichen denen, welche durch Behandlung mit Paraffinöl erhalten wurden.

Aesculus hippocastanum.

Nr. 1, gestr. 21. Mai, 26. Mai, 2. Juni, wies am 14. Juni schwache Lenticellenwucherungen auf (diesjährig). Nr. 2, gestr. 21. Mai, 26. Mai, 1. Juni zeigte ein sehr interessantes Verhalten; der Zweig war vorjährig. Am 16. Juni traten um die Lenticellen herum braune Höfe auf, ein Hervorbrechen von Wuchergewebe aus den Lenticellen erfolgte nicht. Diese Höfe schwollen an und bildeten kleine Buckeln, in deren Mitte, öfters vertieft, die Lenticellen lagen. Allmählich gewannen diese erhabenen Stellen an Ausdehnung und verschmolzen miteinander, so daß schließlich am 6. August die Achse auf eine weite Strecke hin verdickt erschien und braune Färbung angenommen hatte. In dieser aufgetriebenen Zone lagen, öfters als Vertiefungen, die unveränderten Lenticellen (vgl. Fig. 11).

Die anatomische Untersuchung ergab folgendes: Die Hauptmasse des Öls fand sich in den Intercellularen des Siebteils der sekundären Rinde, der Rest zwischen Parenchym- und Füllzellen. Die Gewebe der Lenticellenanlage hatten nicht gewuchert, stellenweise waren sie gebräunt und tot. Holz und Kambium waren normal. Der Siebteil der sekundären Rinde wies etwa doppeltnormale Breite auf: zwischen den ursprünglichen Siebteil und die Bastfaserbündel war eine breite Zone von rundlichen bis tonnenförmigen, farblosen Wucherzellen eingeschoben. Hierdurch war auch

der Ring der Bastfaserbündel etwas lockerer geworden, stellenweise war die kreisförmige Anordnung der Bündel erheblich gestört worden. Die Breite des Parenchymgürtels war ebenfalls auf etwa das Doppelte gestiegen. Die Zellen zeigten sowohl Vergrößerung als auch Teilung nebeneinander; von einem Wachstum in radialer Richtung war nicht viel zu sehen, die neuen Wände wurden in allen Richtungen angelegt. Dabei war die Teilung sehr lebhaft, oft waren drei Teilungswände pro Zelle vorhanden, und auch die Erscheinung, daß eine eben entstandene Tochterzelle sich sofort durch eine auf der Teilungswand senkrecht stehende neue Wand weiter teilte, war häufig zu beobachten. Die Zellen blieben meist rundlich, auch die Wände blieben ziemlich dick. Der Chlorophyllgehalt war normal, der Inhalt an Stärke schien nicht geringer, sondern eher größer geworden zu sein. Die Zahl der Kristalldrusen hatte abgenommen, die Idioblasten waren unverändert. Am auffallendsten war das Vorhandensein von nestartigen, inneren Korkbildungen; sie waren regellos im Parenchym zerstreut und in allen Entwicklungsstadien vertreten.



Fig. 11. *Aesculus hippocastanum.* Wucherungen infolge Vaselineölbehandlung. — Beschreibung im Text (phot. in natürl. Größe).

Danach geht die Entwicklung so vor sich: eine Gruppe von Zellen, die an einen gemeinsamen Intercellulargang stößt, beginnt zu verholzen, und zwar zuerst diejenigen Wandpartien, die den Intercellulargang auskleiden. Diese Zellen geben also an der einen Seite Holz-, an der anderen Seite Cellulosereaktion. Dann verholzen nach und nach die übrigen Wandpartien, öfters treten dabei beträchtliche, unregelmäßige Verdickungen auf, und die Zellen sterben ab. Nun wird eine solche Gruppe von vorholzten Zellen

ringsum von einem Korkmantel umgeben, indem überall die angrenzenden Zellen zahlreiche (4 bis 8 pro Zelle) Teilungswände anlegen, die dann verkorken. Es kommt auch vor, daß um zwei benachbarte „Nester" noch außerdem eine gemeinsame Korkhülle gelegt wird. Der Abschluß dieser Fremdkörper erfolgt jedenfalls sehr gründlich. Vielleicht haben wir hier einen Fall vor uns, wo Korkbildung durch chemische Reize erfolgt; gesteigerte Transpiration oder Sauerstoffüberschuß wird nicht in Frage kommen. Das Collenchym ist normal geblieben, umfangreiche Veränderungen sind dagegen im Periderm geschehen. Zwischen Phellogen und Collenchym, wo normalerweise ein bis zwei Reihen von schwach collenchymatischen, chlorophyllführenden Phellodermzellen liegen, hat sich ein Wuchergewebe eingeschoben, etwa 7 bis 10 Zellreihen stark. Die Zellen sind meist rundlich, haben derbe Cellulosewände, führen Stärke und Chlorophyll; sie sind vom Phellogen gebildet, wir haben ein abnorm starkes Phelloderm vor uns. Das Phellogen hat sich durch Anlage neuer Zellen um etwa das Doppelte verbreitert, und produziert nach außen dünnwandige, tonnen- oder schlauchförmige Wucherzellen mit radialer Anordnung. Die zuletzt gebildeten sind noch lebend, die Hauptmasse aber ist gebräunt und kollabiert. Darauf findet sich dann außen der weitlumige, normale Kork mit Resten der Epidermis vor.

III. Versuche mit *Sambucus nigra* und *Sambucus canadensis*.

Es reagierten mit Anschwellen der Lenticellen auf Bestreichen mit Paraffin

Sambucus nigra.

1.	nach	38	Tagen	(26. Febr.	bis	4.	Apr.)
2.	„	32	„	(14. März	„	15.	Apr.)
3.	„	14	„	(2. Mai	„	16.	Mai)
4.	„	16	„	(7. Mai	„	23.	Mai)
5.	„	19	„	(2. Aug.	„	21.	Aug.)

Sambucus canadensis.

1.				(31. Okt. 1911	bis	4. Apr. 1912)
2.				(9. Nov. 1911	„	12. März 1912)
3.	nach	22.	Tagen	(21. Mai 1912	„	12. Juni 1912)
4.	„	33.	„	(20. Juni 1912	„	3. Juli 1912)

Während der Ruheperiode erfolgt also kein Reagieren, erst mit Einsetzen des Frühjahrswachstums treten Wucherungen auf.

Die ersten Symptome bestehen wieder in einem Anschwellen der Lenticellen. Sie bekommen ein fettiges Aussehen, bei diesjährigen Achsen auch noch die nächste Umgebung der Lenticellen, so daß sie sich mit einem durchscheinend dunkelgrünen Hof deutlich von der hellgrünen Epidermis abheben. Dann bricht aus ihnen das fettigglänzende, lockere Wuchergewebe hervor. Wird der Zweig sich selbst überlassen, so tritt Bräunung und Verkorkung der Wucherungen ein, wird dagegen weitergepinselt, so gehen mit den Zweigen von *Sambucus nigra* (*Sambucus canadensis* starb bald ab) mannigfache Veränderungen vor sich: die Wucherungen werden zahlreicher, gewinnen an Ausdehnung und verschmelzen miteinander, so daß ganze Partien der Achse nur noch Wuchergewebe erkennen lassen. Epidermis und Periderm werden zerrissen und liegen nur noch locker auf. Um die Ansatzstellen der Blattstiele und der Nebenachsen an der Hauptachse bilden sich wulstförmige Anschwellungen, aus denen ebenfalls ein weißliches lockeres Wuchergewebe hervorbricht. Schließlich lösen sich die Blattstiele von der Hauptachse ab, und auch die Nebenachsen sind nur noch locker befestigt. Bei einer Nebenachse traten aus der wulstförmigen Wucherung drei kleine Adventivwurzeln hervor. Sie blieben nur etwa 3 mm lang und starben bald ab. In eine Anzahl von Blätter ist Paraffinöl eingedrungen; sie haben ein durchscheinend fettiges Aussehen, werden allmählich gelb und sterben ab. Trocknet man die Blätter bei Zimmertemperatur, so tritt aus ihnen in kleinen Tröpfchen das Paraffin wieder aus.

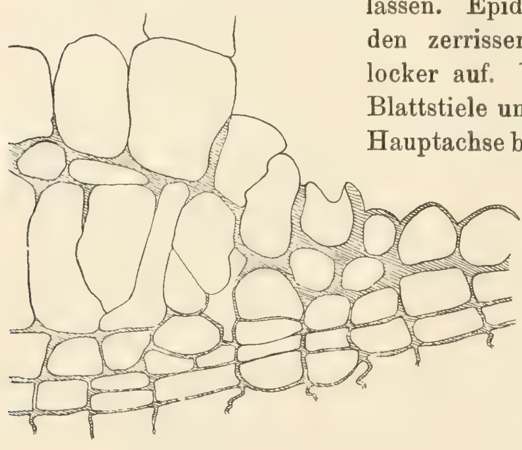


Fig. 12. *Sambucus nigra.* Phellodermzellen hypertrophieren. Leitz Ob. 7, Ok. I.

Wie Schnitte durch Lenticellen von *Sambucus canadensis* zeigten, kommt das anfängliche Anschwellen der Lenticellen dadurch zustande, daß die Verjüngungsschicht und die von dieser zuletzt gebildeten Füllzellen in Wucherzellen umgewandelt werden. Sie sind farblos, etwa rundlich bis tonnenförmig und locker miteinander verbunden, in radialen Reihen angeordnet. Das unter der Ver-

jüngungschicht gelegene Phelloderm und Parenchym zeigt tangential verlaufende Teilungswände.

Spätere Stadien lassen erkennen, daß die Teilungen im Parenchym weiter um sich greifen, und daß die Tochterzellen ebenfalls zu farblosen, tonnenförmigen Zellen heranwachsen.

Auch im Collenchym sind Stellen anzutreffen, wo Teilungen und lebhaftes Wachstum das normale Bild zum Verschwinden bringen; fertigt man Schnitte von der Achse an, zur Zeit, wo diese über und über mit Wucherungen besetzt ist, so bietet sich eine Fülle von Veränderungen dar. Epidermis oder Kork, soweit sie noch lebend vorhanden sind, sind normal geblieben. Das Phellogen ist, besonders seitlich in der Nähe der Lenticellenanlagen, zu dünnwandigen, farblosen Schläuchen geworden, die ziemliche Länge (etwa 12 mal normal) erreichen können. Während es außerdem normalerweise 1 bis 2 Schichten stark ist, können sich hier zwischen Phelloderm und Kork manchmal 6 bis 7 Schichten eingeschoben haben. Ebenso sind die Phellodermzellen zu mehr oder weniger umfangreichen Blasen oder Schläuchen herangewachsen und dabei farblos geworden (vgl. Fig. 12).

Das Collenchym zeigt ein etwas verschiedenes Verhalten: bei *Sambucus canadensis* bildet es zahlreiche, in tangentialer Richtung verlaufende Teilungswände. Dabei treten diese nicht etwa zuerst in den äußeren, an Phelloderm oder Parenchym grenzenden Schichten auf, sondern mitten im Gewebe bekommen bald nur wenige benachbarte, bald ganze Komplexe von Zellen Teilungswände (vgl. Fig. 13). Die Tochterzellen dehnen sich in radialer Richtung, teilen und dehnen sich weiter, und so kommen ganz verschiedene Bilder heraus: bald hat es den Anschein, als ob mitten im Collenchym ein Kambium läge, bald wird durch die neu entstandenen Zellen eine ganze Portion von normalen Collenchymzellen nach außen vorwärts geschoben; an einigen Stellen wird hierdurch die Epidermis gesprengt. Diese herausgehobenen Partien geben keine Cellulosereaktion mehr, färben sich mit Jod braun und werden von konzentrierter Schwefelsäure nur sehr langsam angegriffen.

Dann wieder finden sich Stellen, an denen durch Teilung und Dehnung der Zellen nur einzelne Teile von den dicken tangentialen Wänden losgetrennt werden, die dann schließlich mitten zwischen den dünnwandigen, farblosen neuen Zellen liegen. Sie geben Cellulosereaktion, und werden offensichtlich allmählich aufgebraucht, so daß man von „Reservecellulose“ sprechen kann.

Die Collenchymzellen von *Sambucus nigra* zeigten weniger häufig Teilungswände; wohl aber wuchsen auch sie zu großen, dünnwandigen Wucherzellen heran. Sie waren farblos, hatten meist nicht mehr Stärke und Chlorophyll; die Kerne waren mehr oder minder vergrößert, um sie herum waren Chloroplasten oder Leukoplasten im Kugelmantel angeordnet. Die Gestalt der Zellen war unregelmäßig, bald mehr kugelig, bald mehr keulenförmig; typische radial wachsende Schläuche waren selten. In solchen typischen blasenförmigen Wucherzellen konnten mehrfach Teilungswände kon-

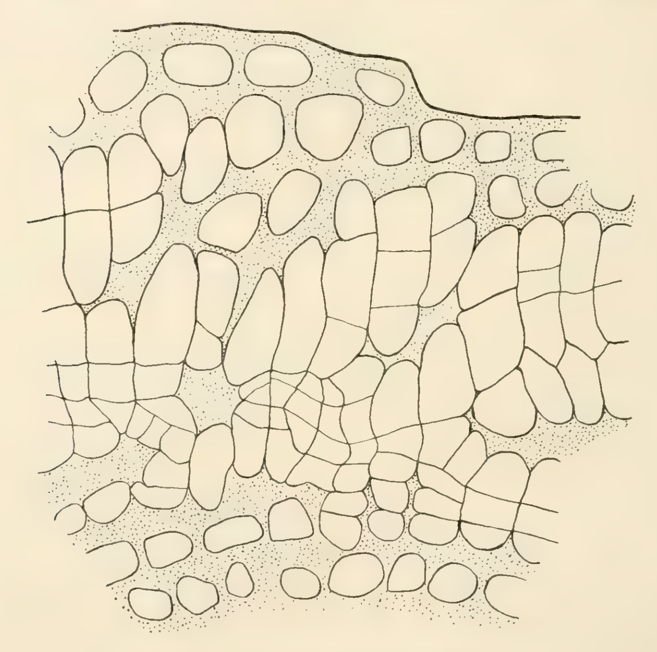


Fig. 13. *Sambucus canadensis*.
Querschnitt durch wucherndes Collenchym. Seibert Ok. II, 4 mm.

statiert werden. Auch hier traten die Veränderungen bald mitten im Gewebe, bald in den Randpartien auf. Größere, zusammenhängende Partien konnten ganz intakt bleiben; schließlich jedoch nahmen sie eine bräunliche Färbung an und starben ab, was auf die vollständige Lockerung des umgebenden Gewebes zurückzuführen sein wird. Es kommt hinzu, daß die großen intercellularen Risse, die schon normalerweise im Collenchym auftreten, bei der allmählichen Lockerung und den veränderten Spannungsverhältnissen in der Rinde noch an Ausdehnung und Häufigkeit gewinnen. Die an

diese Risse anstoßenden Zellen zeigten meistens große Neigung zu Hypertrophie, so daß die Risse schließlich von den hineinwachsenden farblosen Blasen ganz ausgefüllt waren. Man kann diese Bilder etwa mit solchen vergleichen, die das Hineinwachsen von Thyllen in die Gefäße zeigen: auch die Holzparenchymzellen erfahren ja lokales Flächenwachstum. An anderen Stellen freilich werden die Wände der angrenzenden Zellen braun, und die Zellen sterben ab.

Die Parenchymzellen zeigen Teilung oder Vergrößerung; es kommt beides nebeneinander vor, doch sind die Zellen mit Teilungswänden weit häufiger. Auch hier ist vor Beginn der Teilung erst eine mäßige Dehnung der Zelle zu beobachten; dann wird die

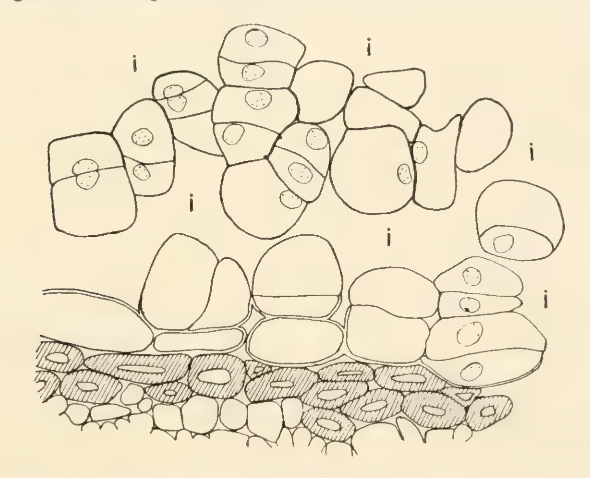


Fig. 14. *Sambucus nigra.*
Querschnitt durch wucherndes Parenchym, Methylgrünessigsäure. Die schraffierten Zellen sind Bastzellen. — Leitz Obj. 7, Ok. I. — *i* = Intercellularräume.

Wand (meist nur eine in jeder Zelle, tangential verlaufend) angelegt, und es erfolgt eine weitere Vergrößerung. Charakteristisch scheint zu sein, daß das ganze Parenchymgewebe mehr und mehr gelockert wird und schließlich in einzelne Zellgruppen zerfällt (vgl. Fig. 14). Querschnittsbilder machen den Eindruck, als ob sogar einzelne Zellen wirklich isoliert wären; Längsschnitte ließen erkennen, daß ein Zusammenhang mit anderen Zellen meist noch vorhanden ist. Indem nämlich die Zellen mit ihren Querwänden noch zusammenhängen, während die Längswände schon voneinander getrennt sind, bilden sie mehr oder weniger lange Zellzüge, die in der Längsrichtung der Achse verlaufen, und es finden sich darunter solche, die auf eine Strecke hin nur aus einer Zellreihe bestehen.

Dieser allmähliche Zerfall erinnert an die Erscheinungen, die O. Richter 1908 an Pflanzen auftreten sah, die in der Atmosphäre von Narkoticis gezogen waren, und die er mit den Namen „Mazeration bei lebendigem Leibe“ bezeichnet hat.

Die Wucherzellen sind wieder farblos, dünnwandig; die in Teilung befindlichen ließen die Kerne außerordentlich gut erkennen. Ältere, zu ansehnlicher Größe herangewachsene, haben Kerne von etwa doppelter Größe; um sie herum ist häufig ein Mantel von übriggebliebenen Chlorophyllkörnern oder farblosen, glänzenden Körperchen gebildet. Die Gestalt der Wucherzellen ist unregelmäßig: bald mehr kugel- oder tonnenförmig, bald mehr schlauchartig. Einige typische Schläuche gehen vorzugsweise aus den Zellen hervor, die direkt an die Sklerenchymfaserzellen der Bastbündel stoßen, oder doch in deren Nähe liegen. Kristallsand findet sich noch in manchen Wucherzellen vor. Die von Dippel beschriebenen Milchsaftschläuche bleiben erhalten.

Im Siebteil sind, wenigstens in der äußeren Zone, sowohl Teilungen als auch Vergrößerungen von Siebparenchymzellen zu finden. Manchmal hat es den Anschein, als ob durch das intensive Wachstum dieser Wucherzellen die Bastbündelgruppen verzerrt oder sogar gesprengt würden; doch konnte diese Frage nicht hinreichend untersucht werden.

Die weiter innen gelegenen Partien sowie Kambium und Holz zeigen keine Veränderungen.

Die Untersuchung der wulstförmigen Wucherungen an den Ansatzstellen der Nebenachsen ergibt folgendes: Außen liegen gebräunte, zerrissene Massen, die von den ursprüglichen Rindenzellen herrühren, sonst aber ist nur ein einheitliches Gewebe von farblosen Zellen vorhanden; sie werden vom Kambium, das um einige Lagen stärker als normales Kambium ist, gebildet und schließen lückenlos aneinander. Die jüngsten sind rechteckig gestaltet; die weiter in der Mitte gelegenen sind mehr in radialer Richtung gestreckt, doch geht nirgends der lückenlose Zusammenhang verloren. Nur die ganz außen liegenden besitzen richtige Schlauch- oder Keulenform.

Rein anatomisch betrachtet, erinnert dies Gewebe an den Callus, der z. B. nach Verwundung an *Populus*-Stecklingen bei Feuchtkultur auftritt. Adventivwurzeln durchbrechen das Callusgewebe; sie entstehen auf normale Weise aus endogenen Anlagen.

Es finden sich übrigens außer dreien, die schon nach außen durchgebrochen sind, noch eine ganze Anzahl von jüngeren Wurzelanlagen.

Vaseline-Versuche mit *Sambucus nigra.*

Es reagierten mit Anschwellen der Lenticellen:

Nr. 1	nach	38	Tagen	(26. Febr.	bis	4. Apr.)
„ 2	„	45	„	(14. März	„	8. Mai)
„ 3	„	14	„	(2. Mai	„	16. „)
„ 4	„	25	„	(2. „	„	27. „)

Zweig Nr. 4 war diesjährig, die andern vorjährig.

Die Lenticellen begannen etwas anzuschwellen; dann trat aus ihnen ein lockeres Wuchergewebe hervor, das sich bräunte und verkorkte. Wurde weiter gestrichen, so wurde die Vaselineschicht wieder vom Wuchergewebe durchbrochen. Dies konnte z. B. bei Nr. 4 noch dreimal wiederholt werden; hierauf beziehen sich die folgenden Angaben:

Am 2. Mai:	zum erstenmal gestrichen;	
29. „ :	Lenticellenwucherungen	brechen durch:
1. Juni:	„	gebräunt; wieder gestrichen;
9. „ :	„	brechen wieder durch;
20. „ :	„	gebräunt; wieder gestrichen;
27. „ :	„	brechen wieder durch;
7. Juli:	„	gebräunt; wieder gestrichen;
16. „ :	„	brechen wieder durch;

Am Ende dieser Behandlung hatten die Wucherungen allmählich an Ausdehnung gewonnen und waren teilweise miteinander verschmolzen; die ganze bestrichene Zone der Achse hatte eine kleine Verdickung erfahren (vgl. Fig. 15). Die Achse war unterhalb der Zone $9\,^1/_2$ mm dick, oberhalb 9 mm, in der Vaselinezone 12 bis 13 mm. Ferner fiel es auf, daß oberhalb der Vaselinezone die Lenticellen der Hauptachse in der Nähe der Ansatzstellen von zwei Nebenachsen eine geringe Anschwellung zeigten. Vaseline war hier sicher nicht vorhanden. Schnitte ergaben, daß hier Adventivwurzeln gebildet waren und im Begriffe standen, durch die Lenticellen nach außen zu dringen. Eine weitere Anzahl von Wurzeln wurde außerdem gebildet unter solchen Stellen, die nicht mit Lenticellen versehen waren. Diese Anlagen waren noch ziemlich zurück und machten sich deshalb äußerlich noch nicht bemerkbar.

Besonders interessant war das Verhalten des Zweiges Nr. 3. An diesem vorjährigen, wagerecht wachsenden Zweige war die Vaselinezone so gelegt worden, daß noch vier diesjährige Seitentriebe in sie zu liegen kamen. Am 2. Mai wurde zuerst gestrichen, am 16. Mai trat aus den Lenticellen das Wuchergewebe hervor; am 19. Mai wurde wieder gestrichen, worauf am 31. Mai die Wucherungen durchbrachen, am stärksten an den Ansatzstellen. Der Zweig wurde dann sich selbst überlassen: die Wucherungen verkorkten. Ende Juli traten an den unteren Teilen von zwei Nebentrieben sowie an der Hauptachse direkt über der Vaselinezone zahlreiche Adventivwurzeln (etwa 30) zutage. Sie erreichten nur 0,5—2 mm Länge; dann verkümmerten sie. Als dann Mitte August der Zweig zur Untersuchung abgeschnitten wurde, stellte es sich heraus, daß an der Hauptachse noch weiter oberhalb, in den Winkeln, die zwei junge Nebenachsen bildeten, eigentümliche, graubraune Gebilde entstanden waren (vgl. Fig. 16). Die anatomische Untersuchung ergab, daß auch sie Wurzeln waren, nur von außergewöhnlicher Dicke. Sie waren von einer ca. 8 Lagen dicken Korkschicht umgeben, im Innern vollgepfropft mit Chlorophyll und Stärke!



Fig. 15. *Sambucus nigra.* Wucherungen infolge Vaselinebehandlung, spätes Stadium (phot. in natürl. Größe).

Die Zone zwischen diesen beiden verschiedenen Wurzelbildungen war ganz angefüllt mit Stärke (Rinde, Holz, Mark). Ebenso war oberhalb der knollenähnlichen Wurzeln alles voll Stärke. Unterhalb der Vaselinezone war der Reichtum der Gewebe an Stärke nicht ganz so groß, aber doch recht beträchtlich.

Die anatomische Untersuchung ergibt folgendes: Ein Eindringen der Vaseline hat nicht stattgefunden, nur in den Inter-

cellularen der äußersten, lockeren Schichten der Wucherungen ist sie anzutreffen.

Junge Stadien von Lenticellenwucherungen zeigen ein hypertrophisches Wachstum der Zellen der Verjüngungschicht und der zuletzt gebildeten Füllzellen.

Je länger die Achse unter der Einwirkung der Vaseline steht, desto umfangreicher werden die Veränderungen.

Das Phellogen kann, besonders an den Rändern der Wucherungen, zu langen typischen Schläuchen auswachsen.



Fig. 16. *Sambucus nigra.* Wurzelbildung infolge Vaselinebehandlung (phot. in natürl. Größe).

Das Collenchym wird ebenfalls in Wucherzellen umgewandelt; bald zeigen nur die Randpartien, bald aber Zellgruppen mitten in den Collenchymsträngen Teilungswände. Die Tochterzellen wachsen zu langen, farblosen, dünnwandigen, in radialer Richtung gestreckten Schlauchzellen heran. Mehr Blasen- oder Keulenform haben die Zellen, die in die großen Intercellularräume hineinwachsen. Auch hier beiben manchmal Stücke von den tangentialen Verdickungsplatten als Leisten erhalten.

Das Parenchym zeigt überall Teilungen und Streckung. Es finden sich meistens Zellen, die eine tangential verlaufende neue Wand bilden, aber auch solche mit zwei oder drei neuen Wänden. Die entstehenden Wucherzellen sind tonnenförmig, mehr nach außen aber typisch schlauchförmig und geben an Länge den Collenchymzellen nichts nach.

Stärke und Chlorophyll schwinden mit zunehmender Zellgröße immer mehr, die Vakuole wird immer größer; auch der Zellkern ist meistens vergrößert. Im Siebteil zeigen, wie bei den Paraffinversuchen, die äußeren Schichten Zellteilung und Zellvergrößerung.

Ein weiterer Versuch wurde mit der Mischung von Kakaobutter und Vaseline gemacht. Eine vorjährige Hauptachse wurde am 7. Mai 1912 damit überzogen; am 27. Mai begannen die Lenticellen zu wuchern.

Die anatomische Untersuchung ergab, daß dieselben Veränderungen in den Geweben aufgetreten waren wie bei den Versuchen mit Vaseline. Wurzelbildung war bei der Untersuchung (11. Juni) nicht zu konstatieren.

IV. Versuche mit *Syringa Emodi.*

Von dieser Pflanze wurden üppig wachsende sog. „Johannistriebe" der Wirkung von Paraffin und Vaseline ausgesetzt.

Sie reagierten sehr schnell auf das Pinseln mit Anschwellen der Lenticellen.

Paraffin.

Nr.	1	nach	4	Tagen	(21. Juni	bis	25. Juni)
„	2	„	5	„	(4. Juli	„	9. Juli)
„	3	„	7	„	(9. „	„	16. „)
„	4	„	6	„	(16. „	„	22. „)

Vaseline.

Nr.	1	nach	6	Tagen	(21. Juni	bis	27. Juni)
„	2	„	7	„	(4. Juli	„	11. Juli)
„	3	„	9	„	(9. „	„	18. „)

Weniger schnell reagierten im September gestrichene.

Paraffin.

Nr.	5	nach	13	Tagen	(13. Sept.	bis	26. Sept.)
„	6	„	15	„	(13. „	„	28. „)
„	7	13. Sept. keine Wucherungen, starb ab.					

Die entstandenen Lenticellenwucherungen wurden bei Fortsetzung des Pinselns immer größer, dehnten sich besonders in der Längsrichtung der Achse aus, so daß diese schließlich von längsverlaufenden Streifen besetzt war, die aus dem weißlichen Wuchergewebe bestanden. Gleichzeitig zeigte die Achse Dickenzunahme.

Die anatomische Untersuchung der Paraffinwucherunggen ergab folgendes:

In jungen Stadien wird nur die eigentliche Lenticellenanlage von der Hypertrophie ergriffen: Verjüngungsschicht und zuletzt

gebildete Füllzellen wachsen zu Schlauchzellen heran, schieben den Komplex der alten Füllzellen vor sich her und sprengen ihn schließlich auseinander: die Schlauchzellen treten als lockeres, weißliches Gewebe zutage.

Je älter die Stadien sind, desto mehr beteiligt sich das Parenchym; das Collenchym bleibt meist intakt; vom Phellogen wachsen nur einzelne Zellen in der Nähe der Lenticellen zu Wucherzellen aus. Die Parenchymzellen zeigen öfters Teilungswände; die aus ihnen hervorgehenden Zellen besitzen bald Keulen- oder Blasenform, bald Schlauchform und auch sonst alle Merkmale von typischen Schlauchzellen. An manchen Stellen hypertrophieren auch die Collenchymzellen und durchbrechen das Periderm; solche Durchbruchstellen reißen allmählich immer mehr auf; aus ihnen quillt dann das außen sichtbare weiße Wuchergewebe hervor. Bei fortgesetztem Pinseln geht schließlich das ganze Parenchym bis an die Bastbündel in der Bildung der Wucherzellen auf: diese isolieren sich immer mehr voneinander und zerfallen in einzelne Zellen. Auf diesem Stadium starben die behandelten Sprosse ab.

Besonders interessant waren die Veränderungen, die im Innern des Zweiges Nr. 4 vor sich gegangen waren.

Nr. 4	16. Juli	1912	gestrichen,
	22. „	1912	Wucherungen; gestrichen,
	30. „	1912	gestrichen.

Der Trieb wurde dann sich selbst überlassen: die Wucherungen vertrockneten und verkorkten allmählich, die Achse hatte an Dicke zugenommen, und im Frühjahr 1913 zeigte der Trieb normales Wachstum; er wurde am 28. Mai zur Untersuchung abgeschnitten. Querschnitte durch die verdickte Achse zeigten, daß eine Menge Veränderungen im Rindengewebe vor sich gegangen waren (vgl. Fig. 17). Von der primären Rinde waren Epidermis, Kork und Phellogen normal, Collenchym und Parenchym dagegen hypertrophiert, und zwar immer nur stellenweise, in mehr oder weniger tangential verlaufenden Streifen, so daß ein eigentümliches Bild zustande kam, in dem normale Zellagen mit anormalen Partien abwechselten. Im Collenchym bestanden diese abnormen Partien aus dünnwandigen, farblosen, vergrößerten Zellen, die meist etwas in tangentialer, manchmal aber auch radialer Richtung gedehnt waren. Diese Zellen nun bildeten die mitten im normalen Collenchym verlaufenden tangentialen Bänder, die bald nur aus einer, bald aus

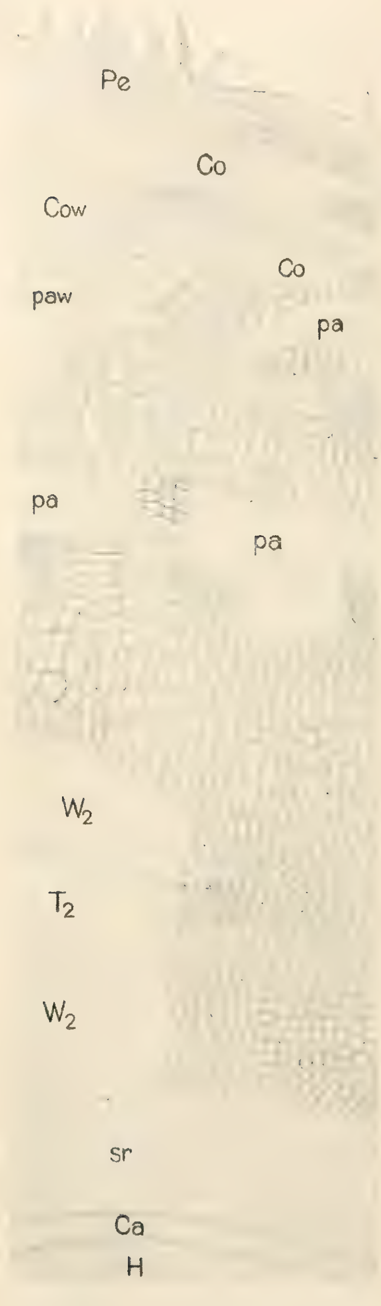
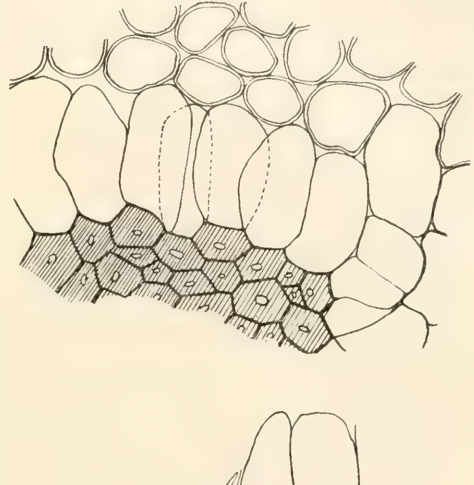


Fig. 17. *Syringa Emodi.*
Querschnitt durch Rindenwucherung.
Pe = Periderm, *Co* = normales Collenchym, *Cow* = wucherndes Collenchym, *pa* = normales Parenchym, *paw* = wucherndes Parenchym, W_2 = Wucherzellen, T_2 = meristematische Zone, *sr* = abnorme sekundäre Rinde, *Ca* = Cambium, *H* = Holz.

mehreren Zellagen bestanden, sich auch miteinander vereinigen konnten. An solchen Stellen, wo die Wucherzellen stark radiales Wachstum zeigten, war manchmal das normale Collenchym auseinandergezerrt und wies mehr oder weniger große tangential verlaufende Risse auf, die aber nicht durch Wucherzellen ausgefüllt waren. Die an diese grenzenden oder zwischen zwei solchen Rissen liegenden Collenchymzelleu waren gebräunt und tot.

Im Parenchym zeigten sich die Wucherzellen in der Überzahl; zwischen ihnen lagen in tangentialen Streifen oder mehr rundlichen Komplexen die normalen Zellen eingestreut. Die Wucherzellen zeigten alle Stadien von Kugel- bis Schlauchform, hatten aber fast alle die Tendenz, in radialer Richtung nach der Peripherie zu zu wachsen. Teilungswände waren selten; der Stärke- und Chlorophyllgehalt nahm mit steigender Größe der Wucherzellen ab: die größten waren ganz frei davon. Der Zusammenhang der Zellen war ziemlich fest; ein Zerfall in einzelne Zellen war nicht festzustellen. Auffallend war es, daß häufig die eine direkt an die Bastfaserbündel grenzende Zellenreihe zu riesigen Schläuchen ausgewachsen war (vgl. Fig. 18 u. 19), während ringsum noch normales Parenchym lag. Auch zwischen einzelnen Bastfaserbündeln zeigten die Zellen dies Verhalten: sie waren dann tangential gestreckt.

In der sekundären Rinde zeigte sich folgendes: Innen direkt an die Bastfaserbündel anstoßend lag ein Gewebe, das aus typischen, radial gedehnten Schlauchzellen bestand, etwa 10 Zellreihen stark. Auf dieses Wuchergewebe folgte ringsum ein Gürtel von wechselnder Stärke, 4 bis 10 Zellagen stark, der auf den ersten Blick den Eindruck eines Wundkorkmantels oder eines Kambiums machte. Daß hier wirklich ein Korkmantel vorlag, war nicht recht wahrscheinlich, da nach außen zu ja noch alles Gewebe (einzelne Stellen ausgenommen) am Leben war. Es zeigte sich denn auch, daß hier, mitten im Siebteil, eine meristematische Zone angelegt war, welche nach außen hin das eben beschriebene Wuchergewebe gebildet hatte.



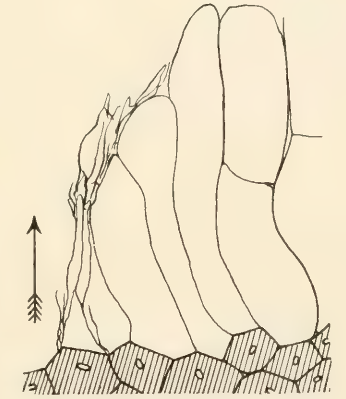


Fig. 18 u. 19. *Syringa Emodi.* Querschnitt durch die Bastfaserregion, das Parenchym wuchert. — Leitz Obj. 7, Ok. I.

Vom normalen Kambium wich es dadurch ab, daß an manchen Stellen die Zellen nicht lückenlos aneinander schlossen, sondern wenn auch nur kleine, so doch deutliche Intercellularen erkennen ließen.

Als Inhalt fand sich sehr reichliches Plasma, die Kerne waren sehr deutlich, auch schien es, als ob stellenweise eine regelmäßige Anordnung an die Innenwand der einzelnen Zellen zu bemerken war, doch konnte dieser Frage nicht weiter nachgegangen werden. Die Wände waren dünn und gaben keine Cellulosereaktion.

Centripetal folgte nun wieder eine breite Schicht von Wuchergeweben, doch waren die einzelnen Zellen kleiner und mehr rundlich. Es zeigte sich, daß sie aus dem Siebparenchym hervorgegangen waren (vgl. Fig. 20). Zwischen ihnen fanden sich einzelne Gruppen

von unveränderten, Cellulosereaktion gebenden Siebröhren. Die wuchernden Siebparenchymzellen wiesen nach vorheriger Streckung in radialer Richtung eine oder mehrere tangentiale Teilungswände auf. Die Tochterzellen rundeten sich zumeist ab und bildeten so das eben erwähnte Wuchergewebe.

Nach innen zu folgte dann noch ein aus normalen Zellelementen bestehender Siebteil, der aber verglichen mit Kontrollsprossen ein Mehrfaches an Breite aufwies! Kambium und Holz waren intakt und unverändert.

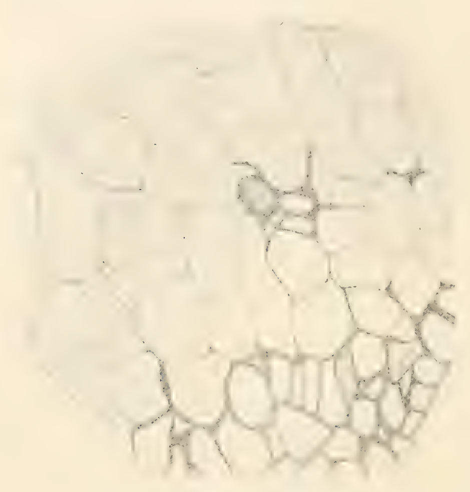


Fig. 20. *Syringa Emodi.*
Querschnitt durch die wuchernde sekundäre Rinde.
Leitz Obj. 7, Ok. I.

Für das Zustandekommen dieser merkwürdigen histologischen Veränderungen scheint der Umstand bestimmend gewesen zu sein, daß der Sproß mit einer geringen Menge Paraffin in seinem Intercellularsystem überwinterte und im Frühjahr wieder austrieb.

Sprosse, die ebenfalls 2- bis 3mal gestrichen wurden, aber noch in derselben Vegetationsperiode untersucht wurden, zeigten nur Lenticellenwucherungen und dann Abschluß derselben durch Wundkork.

Sprosse, denen immer wieder die entstehenden Lenticellenwucherungen durch Paraffin überzogen wurden, zeigten schließlich Zerfall des ganzen Parenchyms in Wucherzellen, dann aber Absterben, also auch hier wieder kein Hinübergreifen der Wucherung auf die sekundäre Rinde.

Von den durch Vaseline verursachten Wucherungen wurden nur junge Stadien untersucht, wie beim Paraffin beteiligten sich junge Füllzellen, Phellogen und benachbartes Parenchym an der Bildung der Wucherung.

V. Versuche mit *Artocarpus incisa*.

Behandelt wurden ein- und zweijährige, 3—4 mm dicke Zweige, die an der Spitze gut beblättert waren, mit

1. Paraffinöl,
2. Vaseline,
3. 0,1 % wässerige Sublimatlösung,
4. Kupferoxydammoniaklösung,
5. Mischung von Vaseline u. Kakaobutter.

Der Versuchsbaum befand sich im Warmhaus.

Der normale Zweig.

Die Lenticellen sind klein (½—1 mm lang), braun, kaum emporgewölbt. Sie sind spärlich vorhanden, kurz unterhalb der Ansatzstellen früherer Blätter reichlich auftretend. — Unterhalb der behaarten Epidermis ist ein 1—3 Zellreihen starkes Periderm, zahlreiche Oxalatkristalle enthaltend, im Entstehen. Das Collenchym ist dickwandig, chlorophyllreich, etwa 8 Zellagen breit. Das Parenchym ist durch den Besitz von Milchsaftschläuchen und zahlreichen Oxalatdrusen ausgezeichnet, etwa 5—7 Zellagen breit. Sklerotische Elemente fehlen ihm vollständig. Die Bastfaserzellen liegen in getrennten Gruppen. Unterhalb der Lenticellen ist der Collenchymgürtel unterbrochen von parenchymatischem Gewebe, das sehr chlorophyllreich ist: die äußeren Schichten stellen das Phelloderm der Lenticelle vor. Die Verjüngungschicht setzt sich zu beiden Seiten in das Phellogen fort, nach außen bildet sie wenige rundlich abgeplattete Füllzellen, deren äußerste tot und gebräunt sind. Die ganze Anlage bleibt verhältnismäßig klein und ragt nur wenig über die Oberhaut empor. Auf den braunen Füllzellen findet sich häufig, besonders bei älteren Lenticellen, ein dichtes Geflecht von (nicht näher bestimmten) Pilzhyphen vor; ein Eindringen in die Gewebe war nicht zu konstatieren.

Wirkung des Paraffinöls.

Eine Anzahl von Zweigen wurde, auf Zonen von 8—10 cm Länge, am 1. November 1911 mit Paraffin überzogen und dann in 14tägigen Abständen immer wieder gestrichen. In den ersten Februartagen 1912 machten sich Veränderungen bemerkbar: die Lenticellen wölbten sich stark empor, diese Anschwellungen platzten

auf und ließen ein weißliches, „fettig“ aussehendes Wuchergewebe hervortreten. Die Zonen wurden dann noch in gleicher Weise bis Ende Mai weiter gestrichen: die Wucherbildungen nahmen während dieser Zeit noch an Größe zu und traten besonders stark unter den Ansatzstellen der früheren Blätter auf (vgl. Fig. 21). Öfters hatte das Wuchergewebe die Form von Plättchen angenommen, die bis 1 mm Dicke und 4 mm Höhe aufwiesen; ihre Spitze war gebräunt. Die Zweige wurden dann sich selber überlassen, die Wucherungen bräunten sich und vertrockneten. Im Oktober wurden dann die mit diesen Wucherungen besetzten Zweige untersucht. Irgendwelche Schädigungen im Wachstum der behandelten Zweige wurden nicht beobachtet. — Schnitte durch eine Lenticelle, die sich eben vorzuwölben beginnt, zeigen, daß die zuletzt gebildeten Füllzellen sich durch tangential verlaufende Querwände teilen und daß die Tochterzellen zu dünnwandigen, farblosen, in radialer Richtung gestreckten Zellen auswachsen. Spätere Stadien lassen erkennen, daß das Lenticellenphellogen nicht mehr normale, sondern mehr tonnenförmige und radial gestreckte Füllzellen bildet; sie sind anfangs ziemlich reich an Stärke. Durch den Druck, den dieses Wuchergewebe ausübt, wird der Komplex der alten, braunen Füllzellen entweder in der Mitte durchgerissen, und die beiden Hälften dann rechts und links zur Seite geklappt: aus dem Riß quillt das Wuchergewebe hervor. Auf diese Weise entsteht eine mehr weißlich aussehende Wucherung. Oder der Komplex der alten Füllzellen wird, ohne zu zerreißen, als ganzes nach außen emporgehoben, die Wucherungen sehen dann mehr braun aus. Insbesondere die eben erwähnten Plättchen waren oft mit einer solchen Kappe von alten Füllzellen versehen. Wisniewski erhielt (a. a. O., S. 361) ebenfalls bei *Ficus* weiße und braune



Fig. 21. *Artocarpus incisa.* Zweig nach Paraffinbehandlung, ca. $^2/_3$ natürl. Größe.

Wucherungen, vielleicht lagen dort ähnliche Verhältnisse vor. Wahrscheinlicher scheint es aber zu sein, daß die Zweige, die in größeren Zwischenräumen gepinselt wurden, Wucherungen bildeten, die schnell verkorkten und somit braun wurden, während sie an den häufiger (alle 7 Tage) gepinselten weiter wuchsen und nicht verkorkten. Diese Erscheinung wurde an vielen Pflanzen bei unseren Versuchen beobachtet. — Schnitte durch noch ältere Stadien zeigen, daß dann auch das unter der Lenticelle gelegene Phelloderm und Parenchym an der Wucherung teilnehmen: sie bekommen tangential verlaufende Teilungswände, die Tochterzellen wachsen zu tonnen- bis schlauchförmigen, farblosen, dünnwandigen Zellen heran, Chlorophyll und Stärke schwinden. Der Zusammenhang der Zellen wird dabei locker, manchmal wird er nur mittels der Tangentialwände aufrecht erhalten. Die Intercellularen sind mit Paraffin erfüllt. Auch das Collenchym beteiligt sich, zunächst nur die an die Lenticelle angrenzenden Schichten. Die Zellen teilen sich, wie Längsschnitte zeigen, durch ein oder zwei, auf der Längsachse senkrecht orientierte Wände in zwei oder drei neue Zellen, welche dann starke Dehnung in radialer Richtung erfahren. In wenigen Fällen unterbleibt nun weitere Teilung, vielmehr teilen sich die neuen Zellen meistens durch tangential verlaufende Wände mehrfach, so daß allmählich ganze Zonen von meristematischem Gewebe entstehen. Die Radialwände des Collenchyms werden dabei in immer dünner werdende Keile ausgezogen, die stärker verdickten Tangentialwände bleiben öfters erhalten, und man findet sie dann mitten im zartwandigen Wuchergewebe wieder; sie zeigen dann aber bräunliche Farbe und geben weder Cellulose, noch Holz- oder Korkreaktion (vgl. Fig. 22). In späteren Stadien treten auch



Fig. 22. *Artocarpus incisa.* Querschnitt durch eine wuchernde Lenticelle, zeigt die Zerreißung des Collenchyms *(Co)*. (Nur die eine Hälfte der Lenticelle ist skizziert.)

mitten im Collenchym tangentiale Teilungswände auf, die Tochterzellen werden dünnwandig und tonnenförmig, teilen sich dann wieder usw., so daß gewissermaßen mitten im Collenchym ein Kambium entsteht; dessen Produkte bleiben aber rundlich bis tonnenförmig und haben festen Zusammenhang miteinander. In anderen Fällen werden die neuen Wände in radialer Richtung angelegt, die neuen Zellen dehnen sich tangential, und schließlich ist dann der Collenchymring auch an Stellen, die mit einer Lenticellenanlage nichts zu tun haben, von dünnwandigem Gewebe unterbrochen. Über solchen Stellen zerreißt dann die Oberhaut, die Wucherzellen wachsen zu Schläuchen aus und quellen aus dem Riß hervor: der Zweig ist dann von mehr Wucherungen bedeckt, als ursprünglich Lenticellen vorhanden waren. —

Die Untersuchung der mit Wucherungen besetzten Zweige, die von Mai bis Oktober sich selbst überlassen waren, ergab folgendes: zu äußerst liegen, in Schichten von wechselnder Mächtigkeit, braune, tote, zerrissene Wucherzellen, dazwischen Paraffintropfen. Dann folgen, an manchen Stellen nur 1—2, an anderen bis zu 30 Zelllagen von Korkzellen: Sie sind tafelförmig bis isodiametrisch gestaltet, stets dünnwandig. Sie gehen hervor aus einem Phellogen von wechselnder Stärke, es schließt sich mit den Rändern an das normale Phellogen, soweit dies noch vorhanden ist, an. Zustande kommt es dadurch, daß in einiger Entfernung unter den toten Wucherzellen die noch lebenden mehrfach Teilungswände anlegen, die zum Wundrand ungefähr parallel verlaufen. Die zeitliche Aufeinanderfolge ist also folgende:

{Collenchym
Parenchym}
↓
Wucherzellen
↓
Phellogen
↓
Kork.

Außerhalb des Korkmantels liegen bisweilen größere Partien von collenchymatischem Gewebe, das noch normale Struktur besitzt; die Zellen sind natürlich tot, die dicken Wände sind braun gefärbt, geben keine Cellulose-, Holz- oder Korkreaktion, und lösen sich in konz. H_2SO_4 nur sehr schwer. — Im übrigen ist innerhalb des Korkmantels noch lebendes Collenchym vorhanden: streckenweise in zusammenhängenden, größeren Komplexen, an anderen Stellen durch rundliche Wucherzellen in kleinere Inseln auseinander gezerrt.

Von einem geschlossenen, nur durch Lenticellenanlagen unterbrochenen Ring kann keine Rede mehr sein. Das Parenchym hat sich nur unterhalb früherer Lenticellenanlagen verändert und ist dort an der Wundkorkbildung beteiligt (vgl. Fig. 23). — Vereinzelt fanden sich Rindenstrahlen, deren Zellen sich tangential gestreckt und vermehrt hatten. Sonst konnten an der sekundären Rinde, an Kambium und Holz Veränderungen nicht festgestellt werden. — Besonders merkwürdig war nun noch, daß in der so veränderten primären Rinde sich zahlreiche sklerotische Zellen fanden. Ihre Form ist etwa isodiametrisch, die Wände sind stark verdickt und verholzt, von breiten, einfachen Tüpfelkanälen durchsetzt. Sie liegen einzeln oder in Gruppen bis zu 30 Stück sowohl im unveränderten Parenchym, als auch im zartwandigen Wuchergewebe des Collenchyms und Parenchyms. Auch in normal gebliebenen Collenchymzellen tritt Verholzung ein. In den normalen, ein- oder zweijährigen Vergleichszweigen fanden sich solche Zellen niemals vor, sehr selten in dreijährigen, dann mit zunehmendem Alter immer häufiger. Für die Rinde alter Zweige ist eine starke Sklerosierung überhaupt typisch (Möller, 1882, S. 82—83). Wir hätten hier also eine Entwicklungsbeschleunigung: es treten Zellelemente auf, die normalerweise erst mehrere Vegetationsperioden später zur Ausbildung gelangt wären. Was im einzelnen ihre Entwicklung veranlaßt, ist wohl schwer zu entscheiden. Da bei diesen paraffinierten Zweigen sich das unveränderte Parenchym und stellenweise die Wucherzellen ganz mit Stärke angefüllt zeigten, so könnte man annehmen, daß hier ein Überschuß von plastischem Material sei, der ausgenutzt würde. Bei Versuchen mit anderen Pflanzen fanden wir unter ähnlichen



Fig. 23. *Artocarpus indicisa.* Querschnitt durch eine ältere Lenticellenwucherung.

Verhältnissen die Bildung von zahlreichen Adventivwurzeln. Aber irgendwelche Beziehung zwischen Stärkegehalt und Verteilung der Sklereiden ließ sich nicht feststellen. Andererseits hat durch die Sprengung des Collenchymrings und das Auftreten zartwandiger Zellen das mechanische System der Rinde eine Störung erfahren, so daß die Anlage von spezifisch mechanischen Elementen in etwa verständlich erscheint. Hiermit könnte auch zusammenhängen, daß sie unter einer großen Wucherung vielfach zahlreicher und in größeren Gruppen anzutreffen sind. Dies alles sind jedoch nur Vermutungen, die erst durch ausgedehntere Versuche Beweiskraft erhalten würden. — Das Auftreten von verholzten Tracheiden mitten im zartwandigen Calluswuchergewebe beschreibt z. B. Wulff (1908, S. 7—8; Taf. V, Fig. 3). Sie sind jedoch für die Rinde hier vollständig neuartig. — Daß die im vorhergehenden kurz als „Wucherzellen“ bezeichneten Zellen imstande sind, gleichgültig welcher Herkunft, sich in Phellogen oder Sklereiden umzuwandeln, macht uns darauf aufmerksam, daß zwischen ihnen und den als „Schlauchzellen“ bezeichneten ein wesentlicher Unterschied in bezug auf ihre weiteren Entwicklungsmöglichkeiten besteht: beides sind abnorme, dünnwandige Produkte, aber mit dem intensiven Wachstum, das schließlich zur Bildung der (oft das 10fache an Länge betragenden) Schlauchzellen führt, ist auch Degeneration verbunden. Diese äußert sich ja im Schwinden des Chlorophylls, in Vergrößerung und Undeutlicherwerden des Kernes und Anordnung von kleinen, lichtbrechenden Körperchen um ihn herum, in der Abnahme des Plasmagehaltes usw. Das Endresultultat ist dann der Tod. Küster (1903, S. 68) hat hierfür die Bezeichnung „kataplastische Hypertrophie“ vorgeschlagen; er sagt: „Die Bezeichnung „kataplastische Hypertrophie“ für abnormale Volumenzunahme der Zellen, verbunden mit degenerativem Schwund ihres lebendigen Inhaltes, wähle ich im Anschluß an einem von Beneke vorgeschlagenen Terminus: den funktionellen „Niedergang der Zelle“ bezeichnete Benecke . . . als Kataplasie; da in unserem Fall der unverkennbare Niedergang sich mit Volumenzunahme verbindet, lag es nahe, von kataplastischer Hypertrophie zu sprechen.“ Im Gegensatz hierzu würden dann stehen die Veränderungen, die wir eben an den sich selbst überlassenen, nicht weiter gepinselten Zweigen auftreten sahen; da hier Zellteilungen stattfinden, die zur Bildung von Gewebe führen, das dem Ursprungsgewebe nicht gleicht (die Merkmale für Hypertrophie fehlen, vgl. die Collenchymbilder), so haben wir hier von

heteroplastischer Hyperplasie zu sprechen (Küster, 1903, S. 136). Zweifelhaft erscheint uns dann, ob hier ebenfalls Kataplasmen vorliegen, oder doch nicht Prosoplasmen. Für ersteres spricht die geringe Differenzierung des neuen Gewebes, und bei weiterer Paraffinbehandlung würden sicherlich, wie bei anderen Versuchsobjekten, alle Merkmale der Kataplasie auftreten. In den vorliegenden Stadien fehlten diese aber noch; genau genommen sind allerdings die beobachteten Stereiden der Rinde nicht überhaupt, sondern nur in diesen Entwicklungsstadien fremd. Es ist möglich, daß nach längeren Ruhepausen der Zweige noch andere Differenzierungen stattgefunden hätten. Küster rechnet alle Callusbildungen zu den Kataplasmen, Prosoplasmen sollen nur bei Gallen vorkommen. Wulff (1908, S. 10) macht darauf aufmerksam, daß die von ihm beschriebenen Wucherungen der Himbeere durch die Bildung von Tracheidenknäueln und pathologischen Frühjahrsholzes prosoplastischen Charakter bekommen.



Fig. 24. *Artocarpus incisa.* Zweig nach Vaselinebehandlung, ca. $^2/_3$ natürl. Größe.

Wirkung von Vaseline.

Es reagierten mit Lenticellenwucherungen

Nr. 1	gestr.	3. Nov. 1911	am	7. Febr. 1912
„ 2	„	11. „ 1911	„	15. Jan. 1912
„ 3	„	30. Jan. 1912	„	15. März 1912

Die Wucherungen bleiben meist klein, dafür schwillt allmählich die ganze Zone auf, die Oberhaut zerreißt stellenweise, oder bekommt kleine Buckel: die Zonen zeigen ein ganz anderes Aussehen als die mit Parafffn behandelten (vgl. Fig. 24). Auch die anatomische Untersuchung liefert andere Bilder: das gesamte Parenchym, bis zu den Bastfaserbündeln, wächst zu Wucherzellen aus. Teilungswände sind häufig, die entstehenden Zellen sind dünnwandig, meist radial orientiert und zeigen, je weiter sie nach außen liegen, desto mehr typische Schlauchform und Schwinden von Stärke und Chlorophyll. Das Collenchym ist unverändert und wird von den wuchernden Parenchymzellen nach außen geschoben (vgl. Fig. 25). Das Phelloderm legt an vielen Stellen tangential verlaufende

Teilungswände an, es entstehen zartwandige, farblose Wucherzellen, besonders dort, wo es seitlich an die Lenticellenanlage stößt; an anderen Stellen kommt es hierdurch zur Bildung der kleinen Buckel, die schließlich auch aufplatzen können. Das Phellogen bleibt nur selten erhalten, es geht in der Bildung von Wucherzellen auf. Der weitere Verlauf ist so, daß meist zuerst das Collenchym sich bräunt und abstirbt, dann geschieht dasselbe mit dem darunter befindlichen Wuchergewebe. Alle Zweige gingen schließlich ein.

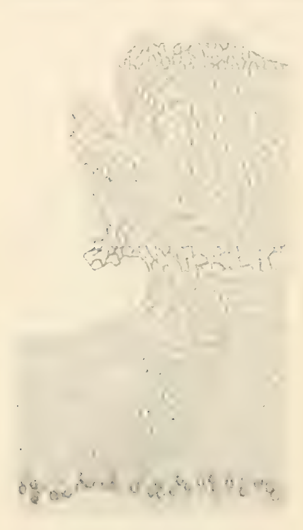


Fig. 25. *Artocarpus incisa.* Querschnitt durch eine wuchernde Lenticelle, linke Hälfte. —

Wirkung der Mischung von Vaseline und Kakaobutter.

Hier wurden dieselben Resultate erzielt, wie durch Behandlung mit einer Vaseline.

Wirkung von Sublimat und Kupferoxydammoniak.

Wucherungen wurden nicht erhalten, die Zweige gingen ein.

Mit allen Stoffen wurden auch noch die lenticellenfreien Blattstiele behandelt, Wucherungen traten nicht auf.

VI. Versuche mit *Philodendron pinnatifidum.*

Von dieser im Warmhaus befindlichen Pflanze wurden Luftwurzeln behandelt, und zwar die mit Pneumathoden versehenen Haftwurzeln. Mit Nährwurzeln wurden keine Versuche gemacht. Zur Verwendung kamen:

1. Paraffinöl,
2. Vaseline,
3. Vaselineöl,
4. 0,1proz. wässeriges Sublimat,
5. Kupferoxydammoniak.

Bau der normalen Haftwurzel.

Bei der anatomischen Untersuchung stand die ausführliche Arbeit von O. Porsch (1911) zu Gebote. Für die freundliche

Überlassung von *Philodendron*-Material spreche ich Herrn Prof. Dr. Porsch meinen besten Dank aus.

Schneidet man eine etwa 1 cm dicke Wurzel quer, so sieht man zu äußerst zwei Reihen dünnwandiger, kollabierter Zellen, die das Velamen vorstellen. Dann folgen 2—3 Schichten stark verdickter und verholzter Steinzellen, darunter das Korkstereom, dessen äußere Partie aus eng ineinander geknäuelten Zellen mit dickeren gelblichen Wänden besteht, während den inneren Teil dünnwandige, weitlumige, etwas radial gestreckte Zellen bilden (vgl. Fig. 26). An diese schließt sich das Rindenparenchym an: die Zellen erscheinen auf dem Querschnitt kreisrund, zeigen Chlorophyllgehalt; sie besitzen Tonnenform und sind 3—6 mal länger als breit. Regellos verteilt liegen Gerbstoffzellen und Harzgänge. Die Pneumathoden sind in jungem Zustand in einiger Entfernung von der Wurzelspitze als längliche weißliche Flecken erkennbar; weiter aufwärts sind sie dann braun, schwach wulstförmig emporgewölbt, mit einem Längsriß in der Mitte. Wie die anatomische Untersuchung zeigt, wird dieser an den Seiten von gebräunten, etwas dickwandigeren Zellen ausgekleidet. Am Ende wird er von den chlorophyllführenden Rindenzellen durch einen Komplex von gebräunten, dickwandigeren Zellen getrennt. In älteren Stadien sind viele von den an den Seiten liegenden Zellen weiter verdickt und verholzt.



Fig. 26. *Philodendron pinnatifidum*. Querschnitt durch eine normale Pneumathode.

Paraffinwirkung.

Nach mehrmaligem Bestreichen begannen die Pneumathoden anzuschwellen und zwar:

Nr. 1	gestr.	31. Okt. 1911,	nach	23 Tagen,
„ 2	„	29. Dez. 1911,	„	34 „
„ 3	„	29. „ 1911,	„	34 „

Nr. 4	gestr.	4. März	1912,	nach	30 Tagen,
„ 5	„	3. Juli	1912,	„	21 „
„ 6	„	19. Mai	1913,	„	27 „
„ 7	„	19. „	1913,	„	24 „

Nach wenigen Tagen quillt dann ein lockeres, weichliches Wuchergewebe hervor, das sich bald bräunt. Bei weiterer Behandlung mit Paraffin nehmen die Wucherungen noch an Größe zu, hört man auf zu streichen, so tritt nach wenigen Tagen Bräunung ein, die Wucherungen vertrocknen. Hemmung im Wachstum zeigten die Wurzeln nicht; wurden sie in der mit Wucherungen besetzten Zone durchschnitten, so wurden, wie bei normalen Wurzeln, mehrere Adventivwurzeln gebildet (vgl. Fig. 27). So verhielt sich z. B. Nr. 2, trotzdem vom 29. Dezember bis 29. Mai 17mal mit Paraffin gepinselt worden war. — Schneidet man eine Wucherung quer, so findet man an Stelle der Pneumathode einen ausgedehnten Zellkomplex von farblosen, schlauchförmigen, dünnwandigen Elementen, die genau in radialer Richtung nach außen zu orientiert sind. Wie die Untersuchung zeigt, teilen die in der Nähe der Pneumathode liegenden Parenchymzellen sich durch Wände, die auf der Längsachse senkrecht stehen, in mehrere Abschnitte, legen dann auch tangential verlaufende Wände an, und die so entstandenen Tochterzellen zeigen dann intensives Wachstum in radialer Richtung, das zur Bildung von langen Schläuchen führt.



Fig. 27. *Philodendron pinnatifidum.* Pneumathodenwucherungen infolge Paraffinbehandlung (phot. in natürl. Größe).

Die typischen Merkmalefür diese Zellen sind: die Wände sind sehr dünn, färben sich mit Chlorzinkjod hellviolett; der Chlorophyllgehalt ist gänzlich verschwunden, das Plasma bildet nur einen dünnen Wandbeleg, der Hauptraum der Zelle wird von einer riesigen, mit farblosem Zellsaft angefüllten Vakuole eingenommen. Der Zellkern ist mehr oder weniger vergrößert, öfters von farblosen, stark lichtbrechenden Körnchen umgeben. Der Zusammenhang der Zellen ist sehr locker, vielfach sind sie nur noch mit den Tangentialwänden verbunden. Auf diese Weise entstehen ausgedehnte Intercellulargänge, die von Paraffin erfüllt sind. Die folgende kleine Tabelle zeigt die Größenverhältnisse:

Schlauchzellen		Normale Zellen (im Querschnitt)		Abnormer Zellkern	Normaler Zellkern
Länge μ	Breite μ	Länge μ	Breite μ	Länge : Breite μ	Länge : Breite μ
160	34	22	22	8 : 8	6 : 4
132	36	24	24	10 : 10	4 : 4
164	36	24	22	8 : 6	6 : 5
210	38	30	20	9 : 9	6 : 4
100	30	26	24	10 : 10	5 : 4
96	46	22	22	8 : 8	6 : 5
104	44	28	24	9 : 9	6 : 6
108	46	28	26	10 : 10	6 : 4
100	40	24	24	24 : 10	6 : 4
55	30	24	24	12 : 10	4 : 4
54	32	28	26	10 : 8	6 : 4
174	38	30	26	7 : 7	6 : 6
120	34	22	24	8 : 8	4 : 4
120	40	22	22	10 : 8	5 : 4
108	20	24	24	9 : 9	5 : 5
174	22	26	24		

Während die Gerbstoffzellen ihren Gehalt an Gerbstoffen verlieren und mit auswachsen, werden die Harzgänge mit der sie umgebenden Scheide unverändert hinausgeschoben und sind dann weit außen zwischen den Schlauchzellen anzutreffen; dabei können sie bisweilen stark deformiert werden. — Bei längerer Versuchsdauer gehen schließlich die außenliegenden Schlauchzellen zugrunde und bräunen sich in größerem Umfang. Dasselbe geschieht auch bald, wenn mit dem Pinseln aufgehört wird, die Wucherungen bilden dann trockene, braune Haufen. Interessant war es nun zu ver-

folgen, welche weiteren Veränderungen im Innern der so behandelten Wurzeln vor sich gingen. Zunächst erfolgte ein Abschluß der selbst geschaffenen Wunden durch Wundkorkbildung parallel zum Wundrande. Dabei war ein verschiedenes Verhalten zu bemerken: entweder bekamen in einer Zone die eben auswachsenden Parenchymzellen mehrere tangentiale Teilungswände, schlossen sich eng aneinander an, blieben meist tafelförmig und verkorkten. Die regelmäßige Anordnung war dabei öfters gestört durch das Auftreten von größeren Intercellularen, die mit Paraffinöl angefüllt waren. Oder die Anlage des abschließenden Gewebes war komplizierter: aus mehr nach innen zu liegenden normalen Parenchymzellen bildete sich durch mehrfache tangentiale Teilungen ein dünnwandiges Phellogen, etwa 4—8 Zellagen stark, und dieses bildete nach außen



Fig. 28. *Philodendron cannaefolium.*
Querschnitt durch eine Wucherung der Haftwurzel, den Wundabschluß zeigend.

tafelförmige bis isodiametrische Zellen, deren Wände etwas dicker waren, die Mittellamelle war deutlich verholzt, darauf war Cellulose gelagert. Innerhalb dieses Gewebes verholzten einige Zellen unter Wandverdickung vollständig, besonders die an Harzgänge angrenzenden Zellen. Nach außen schlossen sich hieran mehrere Lagen von dickwandigen, mit Chlorzinkjod sich gelbbraun, mit Phloroglucin und Salzsäure sich nur manchmal schwach rot färbenden Zellen, die stark ineinander geknäuelt waren und mit den normalen Zellen des Korkstereoms somit große Ähnlichkeit aufwiesen. Außerhalb des Wundkorkmantels lag in beiden Fällen der Komplex der toten, gebräunten und zerrissenen Schlauchzellen. Bei *Philodendron cannaefolium* war der Wundabschluß vielfach dadurch auffällig, daß das Wundphellogen, nachdem es nach außen dünnwandigen, weitlumigen Kork gebildet hatte, seine Wände unter

Aussparung zahlreicher Tüpfelkanäle allmählich stark verdickte und verholzte (vgl. Fig. 28). Seitlich schlossen sich diese zwei oder drei Zellreihen an die normale, subepidermale Steinzellschicht an; man kann hier also direkt von einem Ersatz des Hypoderms sprechen. — Was auf Querschnitten weiterhin sofort in die Augen fiel, war das Vorhandensein von eigenartigen, regellos im normalen Parenchym verteilten „Nestbildungen" (vgl. Fig. 29): in der Mitte eine oder mehrere Zellen mit unregelmäßigen und starken Wandverdickungen, die vom Parenchym meistens durch ein oder mehrere dünnwandige Zellen ringsum getrennt sind. Die nähere Untersuchung ergab, daß diese Gebilde auf zweierlei Weise entstehen: eine einzelne oder mehrere benachbarte Zellen sterben ab; man



Fig. 29. *Philodendron pinnatifidum.*
Paraffinbehandlung, Querschnitt, Nestbildung. — Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III.

wird das wohl auf die Rechnung des Paraffins zu setzen haben, das sich reichlich in den Interzellularen vorfindet, wobei es allerdings sonderbar erscheint, daß immer nur sehr wenige Zellen dem Tode verfallen, während die überwiegende Mehrzahl der Zellen durch das Paraffinöl gar keine Veränderungen erfährt. Darauf wird auch später noch zurückzukommen zu sein. —

Dann beginnen die Zellen, die den kollabierten, gebräunten Zellen zunächst liegen, gegen diese in die entstandene Lücke hinein zu wachsen (vgl. Fig. 30). Sie versehen sich darauf, wie Längs- und Querschnitte zeigen, mit mehreren Teilungswänden. Die innen liegenden Tochterzellen wachsen weiter, legen sich fest an die Zellreste an und verdicken allmählich an den Berührungsstellen ihre Wände durch Einlagerung von Holzstoff. Die Teilungswände, zu

denen noch mehrere, parallel verlaufende kommen können, sind dünn geblieben und verkorken. Der ganze Vorgang ist also eine innere Wundkorkbildung. Abgestorbene Gewebepartien werden durch einen Korkmantel vom gesunden Gewebe getrennt. Das, was hier vom Kork eingeschlossen wird, besteht aber außer den Wänden, gebräunten Resten des Zellinhaltes, Luft und Paraffinöl, auch noch aus den dicken verholzten Wandpartien ursprünglich normaler Zellen. Dabei treten diese Partien mit den Wänden der toten Zellen öfters in einen derartig innigen Zusammenhang, daß eine scharfe Trennung nicht möglich ist: auch Holzreaktionen verhelfen nicht dazu, es hat den Anschein, als ob hier ein gummi-

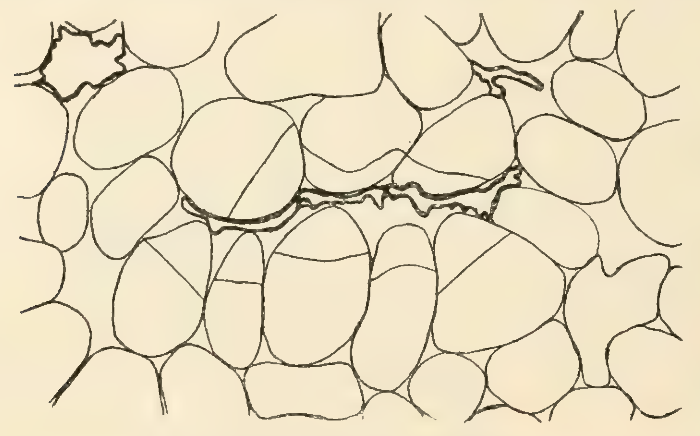


Fig. 30. *Philodendron pinnatifidum.*
Paraffinbehandlung, Querschnitt durch Parenchym, Beginn der Nestbildung.
Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III.

artiger Stoff, der Holzreaktion gibt, gebildet wird und in innigen Zusammenhang mit den Zellwänden tritt. Wenigstens läßt sich bei der zweiten Art der „Nestbildungen" das Auftreten eines solchen Stoffes verfolgen. Hier sind tote Zellen anfangs überhaupt nicht vorhanden, eine Anzahl von Zellen, die einen Intercellulargang auskleiden, beginnt damit, die daranstoßenden Wandpartien zu verdicken und zu verholzen; dabei läßt sich dann manchmal sehr schön verfolgen, wie der Intercellulargang allmählich durch Holzgummi mehr und mehr ausgefüllt wird (vgl. Fig. 31). Dann können weitere Veränderungen auftreten, die diese Gebilde ziemlich kompliziert gestalten: die Zellen vergrößern sich (in die Breite), bekommen Teilungswände, die zum Teil ganz unregelmäßig ver-

laufen und teils verkorken, teils verholzen; auch ursprüngliche, nicht an den Intercellulargang stoßende Wände und schließlich ganze Zellen verholzen und bekommen unregelmäßige Wandverdickungen (vgl. Fig. 32). Wie aus der Kombination von Längs- und Querschnitten hervorgeht, kommen dabei manchmal größere Komplexe von Kugel- oder Ellipsoidform zustande, die dann von mehreren



Fig. 31.
Philodendron pinnatifidum.
Längsschnitt durch Parenchym mit abnormen Wandverdickungen.
Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III.

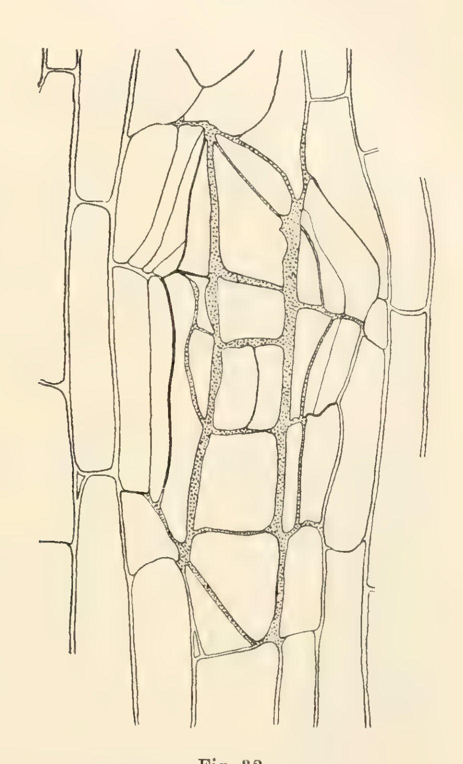


Fig. 32.
Philodendron pinnatifidum.
Paraffinbehandlung, Längsschnitt. Seib. 4 mm, Zeiß Ok. III. — Verkl. auf $^2/_3$.

Korkschichten abgeschlossen werden. Wir haben hier also auch wieder eine innere Korkbildung vor uns, die man, weil es sich um den Abschluß pathologisch veränderter Zellen handelt, ebenfalls unter dem Begriff des Wundkorkes registrieren kann.

Bildungen, die mit den hier gefundenen eine gewisse Ähnlichkeit haben, beschreibt Vöchting 1892, vgl. Tafel VIII, Fig. 23 u.

24, Tafel IX, Fig. 1, 4, 9, 12. Die Bildungen traten an der Verwachsungsfläche zweier Exemplare von *Beta vulgaris* auf, es fanden sich gebräunte Zellreste, die vom gesunden Gewebe durch Kork getrennt waren, und auch leistenartige, verdickte Elemente. — Von den Faktoren, die zur Bildung von Wundkork führen (vgl. z. B. Küster 1903, S. 187ff.), kommt für unseren Fall gesteigerte Transpiration nicht in Frage, wuhrscheinlich aber die chemischen Umwandlungen der Wandsubstanz. Doch sind durch das Füllen der Intercellularen mit Paraffin die normalen Verhältnisse stark verändert und die Ermittelung dieser Frage sehr erschwert.

Versuche mit Vaseline und Vaselineöl.

Hiervon sei nur in aller Kürze bemerkt, daß durch die Wirkung dieser Stoffe sich ebenfalls Wucherungen erzielen ließen, die von den eben geschilderten nicht abwichen, nur blieben die durch Vaseline verursachten kleiner und zeigten kein so starkes Hervorquellen von Wuchergewebe, — ebenso zeigten die Schlauchzellen meist geringere Größe. „Nestbildungen" im Parenchym wurden nicht gefunden.

Sublimat und Kupferoxydammoniak

bewirkten keine Wucherbildung und brachten die Wurzeln allmählich zum Absterben.

Philodendron cannaefolium

reagierte auf Paraffinbehandlung in ähnlicher Weise wie *Ph. pinnatifidum.* Die Wucherungen verschmolzen häufig zu ausgedehnten Längsstreifen.

VII. Wucherungen an anderen Pflanzen.

Da eine genauere Beschreibung der Wucherbildungen, die sich ja noch an einer ganzen Reihe von Pflanzen (siehe Auswahl!) erzielen ließen, zu weit führen würde, sollen im folgenden nur ganz kurz einige Ergebnisse herausgegriffen werden, die im Einklang mit dem Vorhergehenden bestätigen, daß die Behandlung mit Paraffin usw. zur Bildung hypertrophischer und hyperplastischer Gewebewucherungen führt.

Catalpa syringaefolia.

Paraffinversuche: Junge Wucherungen bestehen aus den schwach hypertrophierten Geweben der Lenticellenanlage (jüngste Füllzellen,

Phellogen, Phelloderm). Später beteiligen sich die Parenchym- (nach Zellteilung) und Collenchymzellen, die zu großen farblosen Blasen anschwellen. Auch im Periderm schwellen die eigentlichen Phellogenzellen zu großen Blasen an, während die Phellodermzellen Teilungswände bekommen.

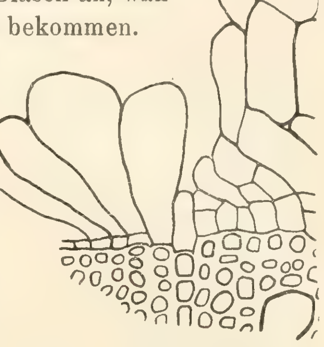


Fig. 33. *Ribes aureum.* Paraffinbehandlung, Querschnitt durch wucherndes Kambium. —

Justicia Neesii.

An den grünen Trieben dieses Strauches sind die Lenticellen in vier regelmäßigen Längsreihen angeordnet, die den Blattspursträngen folgen. Durch Paraffin und Vaseline ließen sich umfangreiche Lenticellenwucherungen erzielen, so daß schließlich die Triebe mit vier, aus Wuchergewebe bestehenden „Flügeln" versehen waren. Außer dem Lenticellengewebe beteiligt sich das Parenchym (das sich lebhaft teilt) und Collenchym, das teils nur Hypertrophie, teils auch Teilung zeigt.

Ribes aureum.

Durch Behandlung mit Paraffin, Vaseline, Vaselineöl entstanden deutliche Wucherungen. Die Hypertrophie, die teilweise zur Bildung außerordentlich großer Schlauchzellen führte, erstreckte sich bis zum Holz, Fig. 33 zeigt Kambiumzellen, die zu Schläuchen auswachsen. In vielen Fällen trat übigens die Wucherung an den Ansatzstellen von Nebentrieben besonders heftig auf (vgl. Fig. 34).



Fig. 34. *Ribes aureum.* Links ein normaler, rechts ein mit Paraffin behandelter Zweig (phot. in natürl. Größe).

Spiraea sorbifolia.

Paraffinversuche: Die Wucherungen bedecken als millimeterhohe Plättchen in großer Zahl die ganze Zone, außerdem treten Adventivwurzeln auf. Bisweilen verschmelzen aufeinanderfolgende Wucherungen und bilden dann Längsstreifen. Die Wucherzellen, die hauptsächlich aus dem sich lebhaft teilenden Parenchym hervorgehen, bleiben klein und haben festen Zusammenhang, daher auch die Bildung der ziemlich zähen Plättchen.



Fig. 35. *Spiraea concinna.* Ein mit Paraffinwucherung besetzter Zweig (phot. in ca. 2/3 natürl. Größe).

Spiraea concinna.

Paraffinversuche: Zuerst treten zahlreiche, weiße Wucherungen auf von Stecknadelkopfgröße; dann reißt das Periderm auf und blättert ab, die Wucherungen werden größer, quellen stark hervor, vereinigen sich und bedecken als zusammenhängende Streifen den Zweig. An den Ansatzstellen von Nebenzweigen traten sie so stark auf, daß diese mehrfach abfielen! (vgl. Fig. 35). Die Wucherung kommt zustande durch Teilung und Auswachsen der Parenchymzellen; an den Ansatzstellen der Nebenzweige geht die Wucherzellbildung bis an den Holzzylinder.

Salix longifolia.

Paraffinversuche: Bei jüngeren (ein- und zweijährigen) Zweigen bestanden die Veränderungen manchmal nur in einer Lockerung, „Maceration", des Lenticellen- und Parenchymgewebes. — Dann aber konnten auch kräftige, durch Schlauchzellbildung verursachte Wucherungen auftreten, ebenso Adventivwurzeln. An älteren Zweigen (4 cm stark) beteiligten sich außer Lenticellen besonders intensiv die Rindenstrahlen durch radiale Streckung ihrer Zellen. Bei längerer Versuchsdauer erfuhr außerdem das Rindenparenchym eine Verbreiterung um das Drei- bis Vierfache seiner früheren Ausdehnung. Bisweilen fanden sich in diesem abnormen Parenchym größere, abgestorbene Gewebepartien, die von mehreren Korkschichten umgeben waren. Auch hier traten wieder Adventiv-

wurzeln auf, die aber nicht ganz bis nach außen gelangten. Bei jüngeren Zweigen fanden sich (nach längerer Versuchsdauer) wieder wie bei *Aesculus* und *Philodendron* „Nestbildungen“ im Parenchym

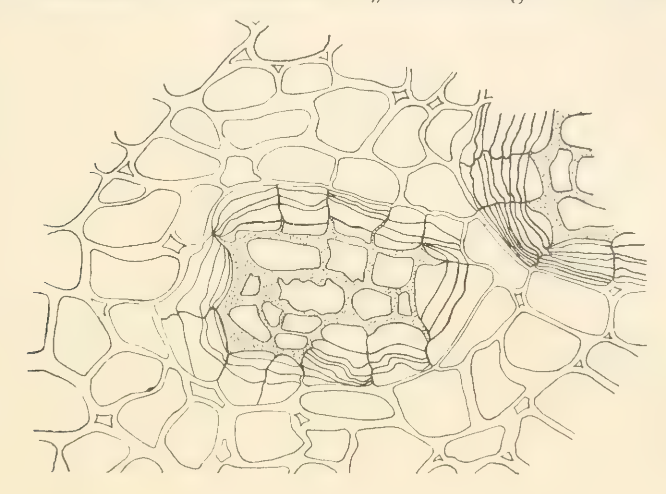


Fig. 36. *Salix longifolia.*
Paraffinbehandlung, Querschnitt durch eine Nestbildung im Parenchym, verholzte Membranen punktiert. — Leitz Obj. 7, Ok. I.

vor. Zellen oder Zellkomplexe mit abnorm verdickten und verholzten Wandungen wurden mit Korkschichten (oft 7—12) umgeben (vgl. Fig. 36).

Robinia hispida.

Durch Paraffin entstanden Lenticellen und Rindenwucherungen, an den Ansatzstellen von Nebenzweigen wieder so stark, daß diese durchknickten. Besonders interessant war die Wirkung der Vaseline: die bestrichene Zone (Nov. 1911 bis Juli 1912) bekam kleine Lenticellenwucherungen und schwoll außerdem recht beträchtlich an (vgl. Fig. 37 *a* und *b*). Die Untersuchung (leider ließ sich durch einen Zufall die Entwicklungs-

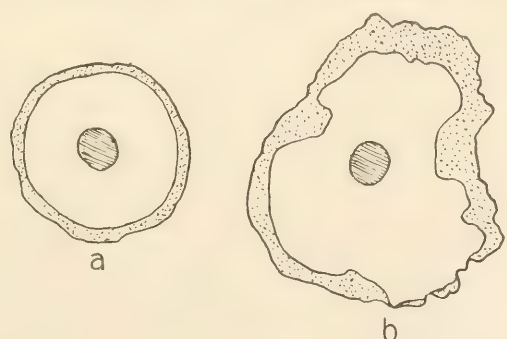


Fig. 37. *Robinia hispida.*
Querschnitte: *a* durch normalen Zweig, *b* direkt darüber durch Vaselinezone. Rinde punktiert, Mark schraffiert. Natürl. Größe.

geschichte nicht verfolgen) ergab eine Fülle von merkwürdigen histologischen Veränderungen (vgl. Fig. 38—40). Das Kambium hatte an manchen Stellen durch Vermehrung seiner normalen Zellen eine Verbreiterung auf das Fünffache erfahren und nach innen dünnwandiges, weitlumiges „Wundholz“ produziert. Die sekundäre Rinde hatte starke Ausdehnung erfahren, Rindenstrahlen und Bastbündel waren beträchtlich vergrößert. Die Leitparenchymzellen waren bald normal, bald zeigten sie Teilungen oder Hypertrophie; in diesem Falle zerquetschten sie die Siebröhren durch ihr Wachstum und drückten sie zu eigentümlichen Gebilden

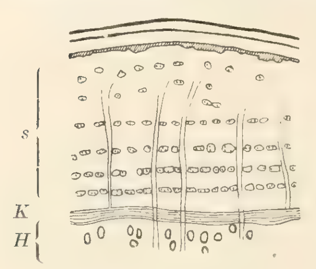


Fig. 38. *Robinia hispida.* Schematisierter Querschnitt durch die normale Rinde. — (*s* = sekundäre Rinde, Bastbündel punktiert; *c* = Kambium; *H* = Holz mit Gefäßen.

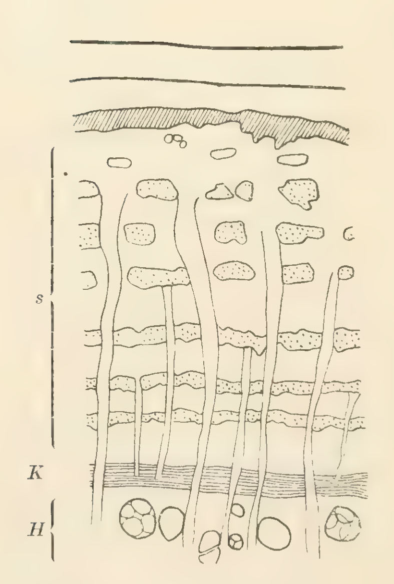


Fig. 39. *Robinia hispida.* Schematischer Querschnitt durch die infolge der Vasilinebehandlung veränderte Rinde. (Buchstabenerkl. wie in Fig. 38.) Im Holzteil — *H* — stark vergrößerte Gefäße mit Thyllen.

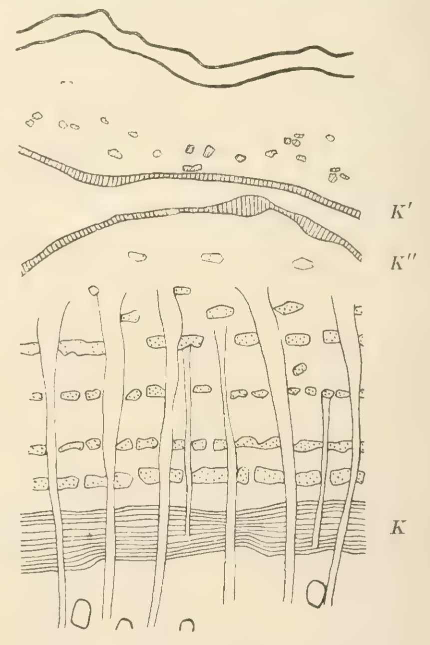


Fig. 40. *Robinia hispida.* Schematisierter Querschnitt durch die abnorm veränderte Rinde. — Das Kambium ist sehr stark ausgebildet. *K'* u. *K''* bezeichnen zwei im Rindengewebe verlaufende Korkschichten.

Fig. 38—40 bei Zeiß Ok. III, Obj. 1 Abbé auf $^{2}/_{3}$ verkleinert.

(Ceratenchym) zusammen (vgl. Fig. 41). Die Rindenstrahlen konnten unter Bildung eigentümlicher Wandverdickungen regelrecht verholzen (vgl. Fig. 42). Noch komplizierter waren die Verhältnisse in der primären Rinde: sie hatte ebenfalls eine beträchtliche Verbreiterung erfahren, die Parenchymzellen waren teils tot, teils lebend, bald unverändert, bald zeigten sie Teilungen oder Hypertrophie. Zwischen den zarten Wucherzellen lagen dann dickwandige, verholzte Zellen, über deren Herkunft nichts ermittelt werden konnte. Durch das abnorme Gewebe zogen sich (nicht

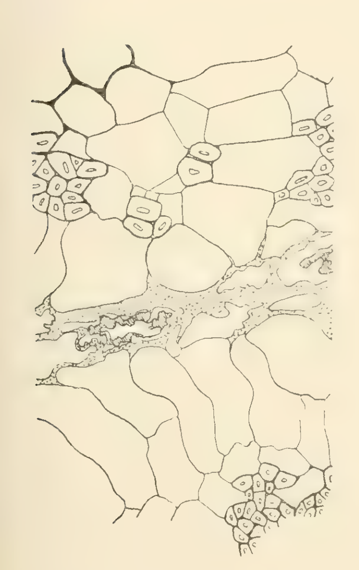


Fig. 41. *Robinia hispida.* Querschnitt durch wucherndes Parenchym mit zerquetschten Siebröhren (punktiert). — Leitz Ok. I, Obj. 7.

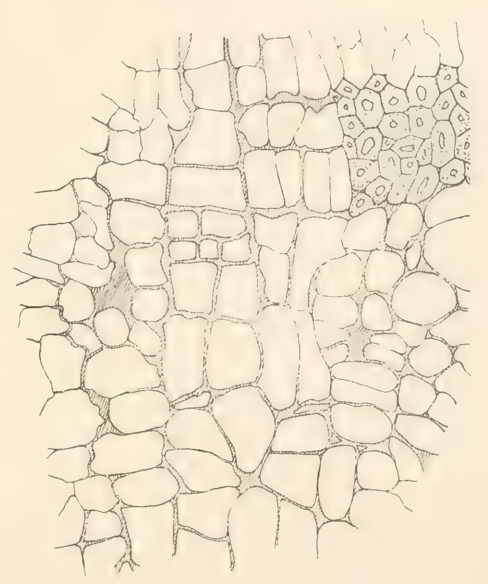


Fig. 42. *Robinia hispida.* Querschnitt durch einen verholzten Rindenstrahl. Die abnorm dicken und verholzten Membranen sind schraffiert. — Leitz Ok. I, Obj. 7.

überall) ein oder zwei schmale Bänder von Kork, die folgende Zusammensetzung zeigten (in der Reihenfolge von innen nach außen!): 1. dünnwandige, weitlumige verkorkte Zellen. 2. tafelförmige Korkkambiumzellen. 3. verholzte, unregelmäßig und stark verdickte Zellen. 4. Zellen mit dicken Wänden, angefüllt mit Gerbstoff. Es ließen sich noch weitere eigentümliche Veränderungen aufzählen, da aber entwicklungsgeschichtliche Daten fehlen, soll davon abgesehen werden.

Rhamnus frangula

reagierte auf Behandlung mit Vaseline ebenfalls mit Rindenanschwellung und Wundholzbildung.

Zusammenfassung der anatomischen Ergebnisse.

Bei dieser kurzen Übersicht wollen wir erstens die Beteiligung der einzelnen Gewebe, und zweitens den Gesamtcharakter der auftretenden Wucherungen berücksichtigen.

I. Auf Bestreichen mit Paraffin oder Vaseline reagieren nicht alle Gewebe, entsprechend der Beschaffenheit ihrer Zellen, mit Veränderungen: Die Epidermis aller behandelten Zweige reagierte nicht; der Grund liegt darin, daß ihre Zellen vielfach (infolge Peridermbildung) überhaupt nicht mehr leben, vielleicht auch darin, daß sie stark verdickte und wachstumsunfähige Membranen besitzen. Nur die (verhältnismäßig zartwandigen) Epidermiszellen des Blattstiels von *Aesculus* zeigten teils Vergrößerung, teils Teilung.

Das Periderm verhält sich verschieden: vollständig verkorkte Zellen reagierten nicht, wohl aber bisweilen jugendliche Korkzellen (*Clerodendron*, *Ribes*) mit radialer Zellstreckung, man kann also immerhin von einer Beteiligung des Korkes sprechen. Jugendliche Korkzellen hypertrophieren ebenfalls unter dem Einfluß von feuchter Luft (Küster 1903, S. 81).

Das Phellogen kann ein ganz verschiedenes Verhalten zeigen: es reagiert entweder überhaupt nicht, oder wächst zu typisch hypertrophischen Zellen heran (*Catalpa*, *Sambucus*, *Clerodendron*), oder es erfährt eine Vermehrung seiner Zellen, wobei deren Charakter erhalten bleibt (*Sambucus*). Es kann ferner als solches erhalten bleiben und abnormen Kork (*Aesculus*) und abnormes Phelloderm bilden (*Aesculus*, Vaselineölversuch).

Das Phelloderm bleibt ebenfalls unverändert oder hypertrophiert (*Sambucus*), manchmal erst nach Teilungen (*Catalpa*), oder wird vermehrt (*Aesculus*, Vaselineölversuch).

Die Lenticellen reagieren gewöhnlich: (Ausnahmen *Ginkgo*, *Sophora*, *Ilex*, *Solanum*), sie zeigen typische Hypertrophie ihrer Gewebe, von den alten Füllzellen abgesehen. Die dazugehörigen Phellodermzellen bekommen auch Teilungswände.

Das Collenchym reagiert entweder gar nicht (*Artocarpus*, Vaseline; *Aesculus*, Paraffin und Vaseline), oder zeigt Hypertrophie

(Sambucus) oder lebhafte Teilung *(Artocarpus,* Paraffin; *Sambucus, Clerodendron)*, die Teilungsprodukte können zu typisch hypertrophischen Zellen oder ohne erhebliches Wachstum zu mehr parenchymatischen Zellen werden *(Artocarpus)*.

Das Parenchym kann in seiner Hauptmasse unverändert bleiben (*Artocarpus*, Paraffin) oder nur Zellvergrößerung zeigen *(Syringa)* oder Zellvergrößerung nach vorheriger Teilung (bei den meisten Pflanzen). Weitere Elemente der primären Rinde wie Milchsaftschläuche, Idioblasten, Harzgänge bleiben unverändert. Die Harzgänge bei *Philodendron* können jedoch nachträglich stark verholzen. Ebenso können im Parenchym noch Verholzung und innere Korkbildung auftreten *(Salix, Philodendron, Aesculus)*.

In der sekundären Rinde können folgende Veränderungen eintreten: die mechanischen Elemente (Bastfasern, Steinzellen) zeigen zwar kein Wachstum, können aber in ihrer Anordnung gestört werden (passive Verschiebung der Bündel, Sprengung eines geschlossenen Ringes), eventuell erfahren sie eine Vermehrung ihrer Zellen *(Robinia)*. Das Parenchym kann Zellteilungen *(Aesculus)* oder Zellvergrößerung *(Sambucus, Ribes)* oder Vermehrung seiner normalen Zellen erfahren *(Syringa)*. Das gleiche gilt von den Markstrahlen *(Artocarpus, Robinia, Ribes)*; diese können außerdem noch zerrissen werden *(Clerodendron, Ribes)* oder verholzen *(Clerodendron, Robinia)*. Siebröhren und Geleitzellen zeigen kein Wachstum oder werden zerquetscht *(Robinia, Clerodendron)*.

Das Kambium geht entweder in der Bildung hypertrophischer Zellen auf *(Ribes, Sambucus)* oder erfährt eine Verstärkung *(Aesculus,* Vaselineöl; *Robinia, Clerodendron)*. Nach außen vermag es abnorme Zellen zu bilden *(Clerodendron, Aesculus)*, nach innen abnormes Holz *Clerodendron, Robinia)*. Das Holz wird sonst nicht verändert, die Markstrahlen können Verbreiterung erfahren (*Clerodendron,* Vaseline). —

II. Für die Charakteristik der erhaltenen Wucherungen ist ihre Entwicklungsgeschichte von Bedeutung. Zuerst entstehen fast stets die eigentlichen Lenticellenwucherungen; es sind Hypertrophien, und zwar niemals progressive, sondern stets kataplastische, d. h. durch Plasmaverbrauch, Auflösung und Degeneration der Inhaltskörper gekennzeichnete (Küster, 1903, S. 67). Sie weisen somit dieselben Merkmale auf wie die „hyperhydrischen“ Gewebe,

die durch abnormen Wassergehalt in der Pflanze zustande kommen: dahin gehören auch die von Deveaux, Schenk, v. Tubeuf und anderen beschriebenen Lenticellenwucherungen.

Später gehen die Lenticellenwucherungen allmählich über in „Rindenwucherungen", die sich bis zum Holzkörper ausdehnen können. Diese sind in seltenen Fällen als kataplastische Hypertrophien aufzufassen, meistens bekommen sie durch lebhafte Teilungen den Charakter von Hyperplasien. Es erfolgt sowohl eine Vermehrung normaler Zellen (Homöoplasie) als auch die Bildung von Zellen, die anders gestaltet sind als ihr Ursprungsgewebe (Heteroplasie). Die Heteroplasien zeigen gering differenziertes Gewebe und sind somit wieder Kataplasmen, in seltenen Fällen könnte man von Prosoplasmen sprechen, wenn man nämlich das Auftreten der Stereiden bei *Artocarpus* und das Verholzen der Parenchymzellen bei *Aesculus*, *Salix* und *Philodendron* als „neuartige Differenzierungsvorgänge" auffast. Schließlich kann ein Abschluß der Wucherungen erfolgen durch Wundkork (nach Küster zu den Kataplasmen gehörig).

C. Physiologischer Teil.

Im folgenden wollen wir uns zuerst mit den Wucherungen und ihrer Ätiologie, dann mit weiteren Erscheinungen beschäftigen, die wir, zum Teil wenigstens, als Korrelationserscheinungen zu deuten haben. An den Schluß soll eine kurze Zusammenfassung der Gesamtergebnisse kommen.

I. Die Wucherungen.

Damit Wucherungen überhaupt zustande kommen, muß erstens eine Anzahl von Bedingungen erfüllt sein, die sich aus äußeren Faktoren und inneren, in der Pflanze liegenden, zusammensetzen, zweitens müssen dann die Pflanzen in geeigneter Weise mit den Paraffinen in Berührung kommen.

Die Abhängigkeit der Wucherbildungen von der Beschaffenheit der Versuchspflanzen geht ja ohne weiteres aus den Versuchen hervor: unter gleichen äußeren Bedingungen und bei gleicher Behandlung gelingt es bei vielen Pflanzen überhaupt nicht, Wucherungen hervorzurufen. Wenn wir die Liste der Pflanzen, die nicht rea-

gierten, überblicken, so könnte es den Anschein haben, als ob zwischen Nichtreagieren und Nichteindringen des Paraffins eine enge Beziehung bestände. In der Tat überwiegen in der Liste solche Pflanzen, die Achsen ohne Lenticellen, d. h. ohne Eingangspforten für Paraffin, haben, und es ist gewiß von Bedeutung, daß alle Pflanzen, die überhaupt reagierten, mit Lenticellen versehen sind. Aber daß hier allein das Eindringen des Paraffins entscheidet, dagegen spricht mancherlei: z. B. erfolgte bei *Acacia*, *Ginkgo*, *Gleditschia* u. a. wohl ein Eindringen, aber kein Reagieren. (Allerdings war vielfach z. B. bei *Ilex*, *Sophora*, *Evonymus*, die Menge des eingedrungenen Öles sehr gering.) Besonders spricht dagegen, daß bei ein und derselben Pflanzenart bisweilen Reagieren und Nichtreagieren nebeneinander erfolgte. Es liegt, über die spezifische Disposition hinaus, noch eine individuelle vor. So waren z. B. eine ganze Anzahl Zweige von *Rhamnus frangula*, die doch eine sehr große Anzahl von Lenticellen besitzen, trotz aller Bemühung nicht zum Wuchern zu bringen, obschon das Öl eingedrungen war und andere Zweige mit Wucherungen reagierten. Ebenso verhielt es sich mit *Ficus elastica*, und bei *Ficus australis* wurden überhaupt nur in einem Fall nach monatelanger Einwirkung Wucherungen erhalten, während z. B. Wisniewskis Pflanze schon nach einmaligem Bestreichen nach wenigen Tagen reagierte (a. a. O., S. 361). Es könnten allerdings die Pflanze von Wisniewski und die des Münsterischen Gartens trotz gleicher Benennung verschiedene Spezies gewesen sein. Es wurden auch Versuche gemacht, um lenticellenfreie Zweige durch künstliches Hineinbringen von Paraffinöl zum Wuchern zu bringen. Zu diesem Zweck wurde an Zweigen von *Kerria* und *Rosa* mittels eines scharfen Skalpells die Oberhaut auf kleineren Strecken entfernt und die Wunden sofort mit Paraffin überzogen; im Laufe der Versuche erfolgte wohl ein Eindringen, aber keine Wucherbildung. Auch das Injizieren von Paraffin in hohle Stengel blieb erfolglos *(Vicia faba)*.

Bis jetzt handelte es sich um die Einwirkung von Paraffin; wir wenden uns jetzt der Vaseline zu. Hier ist von einem Eindringen in das Zweiginnere keine Rede, und in der Beziehung ist es gleichgültig, ob ich einen Zweig mit vielen Lenticellen oder mit wenigen oder gar keinen behandle, und wenn auch hier wieder lenticellenbesetzte Zweige (*Gleditschia*, *Ginkgo* u. a.) nicht reagieren, so ist das Nichteindringen nicht Schuld daran. In Kürze dürfen wir sagen, daß für das Zustandekommen der Wucherungen, von

anderen Faktoren abgesehen, die innere Beschaffenheit der Pflanze von Bedeutung ist. Die Lenticellen brauchen nicht zu reagieren, gerade so, wie es bei Feuchtkultur noch niemals die Koniferenlenticellen getan haben, und wie es einzelne Kartoffelrassen nicht tun (Küster, 1903, S. 78). Dasselbe gilt natürlich von anderen Geweben und von jeder einzelnen Zelle, und in der Tat zeigen die anatomischen Bilder solch verschiedenes Verhalten zur Genüge. —

Dabei kann die Verschiedenheit auch von dem angewandten Stoff herrühren (vgl. *Artocarpus*, Vaseline und Paraffinversuch!), doch wurde ein durchgreifender Unterschied in der Wirkungsweise von Paraffin und Vaseline nicht gefunden. (Vielleicht würden sich bei ausgedehnteren Versuchen die abnormen Holzbildungen, die ich bei *Robinia* und *Rhamnus* beobachtete, als für Vaseline charakteristisch herausstellen.) Ein weiterer, die Wucherbildung begünstigender Faktor könnte darin bestehen, daß bei den Lenticellen besitzenden Pflanzen durch die Behandlung von vornherein ein kambiales Gewebe zum Wachstum gereizt werden kann, das Lenticellenphellogen nämlich, während bei anderen Pflanzen nur Dauergewebe zur Verfügung steht. Dagegen spricht u. a. die Bildung der Intumeszenzen bei *Clerodendron*. Schließlich ist die Wucherbildung abhängig von Wachstumsintensität. Lebhaft wachsende Sprosse reagieren am schnellsten, während der Ruheperiode erfolgt kein Reagieren, und mit Ende des Sommers und Beginn des Herbstes pflegen die Wucherungen immer langsamer aufzutreten. Bei der Durchsicht der Versuche wird man aber finden, daß diese Beziehungen zwischen Wachstumsintensität und Reaktionszeit keine strenge Gültigkeit haben, häufig bleiben Sprosse unverhältnismäßig lange mit Wucherbildung zurück. Es ist vielleicht noch von Interesse, die Reaktionszeiten einer häufig behandelten *Salix longifolia* zu verzeichnen. Die zur Verwendung kommenden Zweige waren möglichst gleichartig und befanden sich an derselben Pflanze. Auf Bestreichen mit Paraffin reagierten:

Nr.	1	gestr.	2. Nov.	Anfang April,
„	2	„	9. „	„ „
„	3	„	1. Dez.	„ „
„	4	„	15. Jan.	„ „
„	5	„	15. Febr.	Ende März,
„	6	„	11. März	Mitte April,
„	7	„	16. April	7. Juni,
„	8	„	20. Mai	16. Juni,

Nr. 9	gestr.	12. Juni	30. Juni,
„ 10	„	25. Juni	9. Juli,
„ 11	„	10. Juli	6. August,
„ 12	„	6. Aug.	Mitte Sept.,
„ 13	„	20. Aug.	Ende Sept.,
„ 14	„	Anf. Sept.	Ende Sept.

Die Ende September und im Oktober gestrichenen reagierten dann nicht mehr. — Wenngleich ferner die Reaktionszeit für eine bestimmte Pflanze nicht konstant ist, schwankt sie doch bisweilen nur innerhalb enger Grenzen, vgl. z. B. *Clerodendron:* man könnte hier fast eine Reaktionszeit von etwa 6 Tagen als typisch bezeichnen, während bei anderen Objekten unter allen Umständen erst viel später Wucherungen auftreten. — Vaseline wirkt im allgemeinen langsamer als Paraffinöl. —

Der Einfluß von äußeren Faktoren wurde nicht weiter untersucht. Es scheint uns wahrscheinlich zu sein, daß das Licht zur Bildung der Wucherungen nicht nötig ist, in einem Fall wurde dies direkt bei *Philodendron* konstatiert. Steigerung der Temperatur hätte insofern Komplikationen herbeigeführt, als dadurch die Konsistenz der zum Überstreichen verwandten Stoffe verändert worden wäre.

Wir haben eben die Beziehungen zwischen Wachstumsintensität und Reaktionszeit betont. Außer dem Wachstum kommen nun noch in Frage die Vorgänge, deren Störung für die Bildung der Wucherungen entscheidend ist: Atmung, Transpiration, Assimilation. Eine chemische Wirkung der Stoffe kommt für uns aus den in der Einleitung angeführten Gründen nicht in Betracht. Wir beschäftigen uns zunächst mit der Transpiration. A priori leuchtet ein, daß diese durch Paraffin- und Vaselinewirkung verändert wird. Überziehen wir ein Zweigstück lückenlos mit diesen Stoffen, so wird eine Transpiration durch Epidermis, Spaltöffnungen, Lenticellen und andere zufällige Öffnungen unmöglich gemacht; das betreffende Stück ist dann lediglich auf die Transpiration, die außerhalb der bestrichenen Zonen stattfindet, angewiesen. Das Paraffin breitet sich außerdem ja aus, verstopft auf weite Strecken die Intercellularen und wird somit manchen Zellen jede Möglichkeit nehmen, Wasser in Dampfform abzugeben. Es wurden auch Versuche angestellt, um Genaueres über die Größe der Transpirationshemmung zu erfahren. Zahlenmäßige Angaben über die Beteiligung der

Lenticellen an der Transpiration haben Haberlandt (1875) und Klebahn (1883) schon gemacht. Haberlandt fand z. B. (S. 20) für Zweige von *Sambucus nigra* folgende Gewichtsverluste, ausgedrückt in Prozenten des Anfangsgewichtes der Zweige:

Zweig mit offenen Lenticellen		Zweig mit verklebten Lenticellen
10,60 %	nach 5 Tagen	7,66 %
19,65 „	„ 10 „	15,90 „
28,02 „	„ 15 „	23,71 „

Der Anteil, den die Lenticellen an der Transpiration haben, ist also recht beträchtlich. Übrigens ist es für unsere Darstellung von Nachteil, daß über die Hauptfunktion der Lenticellen unter den Autoren keine Einigkeit herrscht. Deveaux (1900, S. 225) sieht in ihnen „avant tout des organes de transpiration", eine Ansicht, die Haberlandt (1909, Anmerkung, S. 441) für irrig erklärt. — Die von Haberlandt und Klebahn angewendete Methode (sie arbeiteten mit Zweigstücken, die entlaubt und deren Schnittflächen verklebt wurden) wurde von uns nicht benutzt, weil es auch darauf ankam, zu sehen, ob durch die Wucherungen die Transpiration etwa regulatorisch beeinflußt würde. Wenn z. B. der Vaselineüberzug von Wucherungen durchbrochen wird, so ist ein Steigen der Transpiration wahrscheinlich, und wenn nach der Durchbrechung in vielen Fällen eine weitere Wucherbildung sistiert wird, so könnte man das als Anzeichen dafür auffassen, daß nun wieder Bedingungen herrschen, die sich dem normalen Zustand nähern. Um diesbezügliche Resultate zu erheben, war es also nötig, zuerst die Transpiration des normalen Zweiges, dann die des gepinselten und schließlich die des mit Wucherungen besetzten festzustellen.

Da die Messung durch Wägen nicht möglich war, erfolgte sie mittels Potetometer (Versuchsanstellung nach Renner, 1911), wodurch ja aber nur die Wasseraufnahme registriert wird! Das ist (vgl. die Kritik Burgersteins 1904) ein großer Nachteil, und im Laufe der Versuche stellten sich bei den nach mehreren Vorversuchen ausgewählten Versuchspflanzen *Salix longifolia* und *Clerodendron Bungei* weitere zahlreiche Schwierigkeiten ein: so erfolgte bei *Salix* eine ganz unregelmäßige Ausbildung von Adventivwurzeln und Abwerfen von Blättern, die Wucherungen traten erst nach vier

Wochen auf und waren sehr klein, die Triebe von *Clerodendron* reagierten zwar verhältnismäßig gut, waren aber nur durch Entfernen der großen Blätter turgeszent zu erhalten u. a. mehr. Es soll deshalb, da die Ergebnisse einer strengen Kritik nicht standhalten würden, von einer genaueren Mitteilung der ausgedehnten Versuche, die übrigens keine Transpirationsunterschiede zwischen normalen und behandelten Pflanzen ergaben, abgesehen werden. Der experimentelle Nachweis der Transpirationshemmung und der Bedeutung der Wucherungen ist nicht geglückt, und wir müssen uns mit der berechtigten Annahme begnügen, daß die Transpiration wirklich erheblich gestört wird, daß es zu einem Wasserüberschuß innerhalb der Pflanze kommt. Wenn wir diese Tatsache zur Erklärung der Wucherbildung heranziehen, so werden wir uns nach ähnlichen Erscheinungen umzusehen haben, die durch Wasserüberschuß entstehen. Dies ist bei Lenticellen-, Rindenwucherungen und Intumescenzen der Fall, die Küster deshalb als „hyperhydrische Gewebe" zusammenfaßt (1903, S. 74). Anatomisch betrachtet, zeigen diese Fälle weitgehende Ähnlichkeit mit unseren Wucherungen. Man vergleiche z. B. damit die Darstellung, die Deveaux (1900) von Lenticellenwucherungen, Sorauer (1907) von der Lohkrankheit beim Apfel- und Pflaumenbaum sowie von der „Wassersucht" bei *Ribes aureum* gibt (S. 210ff. u. 335ff.). Allerdings sind die hyperhydrischen Gewebe meist nur durch Hypertrophie gekennzeichnet, doch macht sich auch hier „zuweilen eine Neigung zu hyperplastischen Gewebeänderungen bemerkbar" (Küster, S. 75). Schenk (1889) fand bei *Artemisia* nicht nur Zellvergrößerung, sondern auch Teilungen (S. 568). Überdies liegt eine eingehende Untersuchung der verschiedenen Rindenwucherungen noch nicht vor. —

Wenn wir „Wasserüberschuß" innerhalb der Pflanze als wirksamen Faktor bezeichnen, so ist damit nichts Genaueres ausgesagt: der Wassergehalt einer Zellgruppe wird bestimmt durch das Verhältnis, in dem der osmotische Druck dieser Zellen zu dem der Nachbarzellen steht, und darauf kommt es an. Jede Steigerung der osmotischen Kräfte bedeutet eine erhöhte Kapazität der Zelle für Wasser, und eine solche wurde auch nachgewiesen mit Hilfe der plasmolytischen Methode. Schon die Auflösung der oft beträchtlichen Stärkemengen sprach ja für eine Zunahme des osmotischen Druckes in den betreffenden Zellen. Ob außerdem mit dem Wassergehalt auch der Gehalt an Mineralstoffen zunimmt, darüber

wurden vorläufig keine Versuche angestellt. Die Bestimmung des osmotischen Druckes erfolgte mittels Plasmolyse durch KNO_3-Lösungen bei *Clerodendron Bungei;* es wurden eine Anzahl normaler Pflanzen mit solchen verglichen, die infolge Paraffinwirkung kräftige Wucherungen gebildet hatten. Aus dem betreffenden Stengelstück wurden radiale Längsschnitte angefertigt, diese dann sofort auf den Objektträger in die Lösung gebracht und mittels Pinzette mehreremal hin und her geschwenkt, um wirklich Benetzung zu erzielen, was bei Paraffin enthaltenden Schnitten besonders nötig war. Das aufgelegte Deckglas wurde sofort an den Rändern abgedichtet. Die folgenden Zahlen geben an, wieviel Prozent von einer normalen Lösung von KNO_3 die Flüssigkeit enthalten muß, um Plasmolyse eben zu erzielen.

A. Normale Pflanzen.

7. Internodium	Collenchym	35	% n,
	Parenchym	35	„ „
5. Internodium	Collenchym	35	„ „
	Parenchym	35	„ „
5. Internodium	Collenchym	37,5	„ „
	Parenchym	37,5	„ „
5. Internodium	Collenchym	37,5	„ „
	Parenchym	37,5	„ „

B. Paraffin-Pflanzen.

Topfexemplar, 3. Internodium.

Collenchym: 37,5 bis 40 % n.

Parenchym: normales nicht mehr vorhanden.

Parenchymwucherzellen: sehr wenige bei 35 % und 37,5 % n, mehr bei 40 % n viele erst bei 50 % und 60 % n.

Collenchymwucherzellen: ganz farblose, typische Schläuche erst bei 60 % n.

Freiland, 5. Internodium.

Collenchym: 40 % n.

Parenchym: 40 % n.

Parenchymwucherzellen: meist bei 37,5 %, andere erst bei 50 bis 60—70 % n.

Collenchymwucherzellen: meist 37,5 % n.

Freiland, 4. Internodium.

Collenchym: sehr wenig bei 40 % n, meist bei 45 % n.
Parenchym: „ „ „ 40 „ „, „ „ 45 „ „.
Parenchymwucherzellen: wenige bei 40 und 45 % n, meist bei 50 % n, andere auch dann noch nicht.
Collenchymwucherzellen: nicht vorhanden.

Hierzu ist folgendes zu bemerken: mit Collenchym und Parenchym ist auch bei den paraffinierten Pflanzen normales, unverändertes Gewebe gemeint. Mit Parenchymwucherzellen sind kurzweg alle schon veränderten Parenchymzellen bezeichnet: von eben sich dehnenden oder teilenden Zellen bis zu typischen Schlauchzellen sind alle Übergänge vertreten. Die Zellen befinden sich demnach in ganz verschiedenen Wachstumsstadien und ganz verschieden engem Zusammenhang miteinander, die Intercellularen sind mit Paraffin angefüllt, Stärke und Chlorophyll ist bei jungen Wucherzellen noch vorhanden, bei alten aber aufgelöst. Nur auf Grund dieser pathologischen Verhältnisse und der Ungleichwertigkeit der Zellen lassen sich die verschiedenen Zahlenwerte erklären, die zwischen 35 % und 70 % schwanken. Im allgemeinen ließ sich feststellen, daß die mehr normalen Zellen niedrigeren, die mehr Schläuchen ähnlichen höheren Druck aufwiesen. Bei etwa 65 % fängt die Plasmahaut an permeabel zu werden, dies äußert sich darin, daß die Plasmolyse allmählich zurückgeht; genaue Grenzen lassen sich jedoch nicht ziehen, man kann mit dem Mikroskop eben nur einen bestimmten Zellkomplex einstellen und dann (durch Zeichnung) kontrollieren, ob die Plasmolyse zurückgeht. Jedenfalls ließ sich fesstellen, daß es Zellen gab, deren Protoplast sich nach ½- bis 2stündigem Liegen in 60 % n noch immer in kontrahiertem Zustand befand, und der nach Überführung in schwächere Lösungen wieder seine normale Lage einnahm. Zellen, die erst in höheren Lösungen (70 % n, 75 % n) plasmolysierten, zeigten durch Rückgang der Plasmolyse an, daß sie permeabel waren. (Der Salpeter konnte in einem Fall mittels der Diphenylamin-Schwefelsäureprobe nachgewiesen werden.) Dieselben Verhältnisse gelten auch für die abnormen Zellen, die aus dem Collenchym hervorgehen. Jüngere waren 37,5 % n isosmotisch, einige typische farblose Schläuche plasmolysierten erst bei 60 % n. Die Mehrzahl der richtigen, „ausgewachsenen“ Schlauchzellen aber zeigte auch bei Anwendung von 80, 90, 100, 125, 150 % n überhaupt keine Abhebung: die Plasma-

haut war permeabel geworden. Auch hier schien etwa 60 % n die Grenze zu bilden, wenn nämlich Zellen bei stärkeren Lösungen plasmolysierten, so zeigten sie doch später durch Rückgang ihre Permeabilität an. Zusammenfassend dürfen wir über unsere mit Paraffin behandelten Pflanzen aussagen: 1. unveränderte Rindengewebe zeigen eine kleine Druckerhöhung. 2. Wuchergewebe bestehen aus Zellen, die 37,5 bis 60 % KNO_3 n isosmotisch sind, d. h. es ist eine Steigerung bis zu 20 % eingetreten. 3. Ausgewachsene Wucherzellen zeigen Permeabilität der Plasmahaut als Degenerationserscheinung. —

Wir können uns nun vorstellen, daß die Druckerhöhung, die die normalen Gewebe erfahren, als Wachstumsreiz auf das Protoplasma wirkt. —

Es war vorhin gesagt worden, daß, wenn wir von der nichtbewiesenen Anhäufung von Mineralstoffen absehen, die Bildung der osmotisch wirksamen Substanzen durch Auflösung der Stärke erfolgen könne. Eine weitere Entstehungsmöglichkeit hängt mit der Atmung zusammen. Wenn wir voraussetzen, daß durch dünne Paraffin- oder Vaselineschichten im günstigsten Fall nur Spuren von Sauerstoff dringen könnten, so sind wir berechtigt, die Sauerstoffversorgung unserer Gewebe als stark gehemmt, bei manchen Paraffinversuchen als unterbunden zu betrachten. Da andererseits die Zellen sich teilen und wachsen, so haben sie Energie nötig, und deshalb tritt dann hier nach unserer Meinung intramolekulare Atmung ein. Wenn wir nun auch genaueres hierüber nicht aussagen können, so können wir uns doch gut vorstellen, daß die auftretenden Produkte von Bedeutung sind: erstens können sie Substanzen von hohem osmotischen Wert vorstellen, und zweitens können die gebildeten Stoffe als solche das Protoplasma zum Wachstum reizen.

Neben gehemmter Transpiration kommt also auch Sauerstoffmangel bei unseren Wucherungen in Frage. Damit stellen wir uns, wenn wir unsere Wucherungen in Parallele setzen mit den schon oft genannten, unter Wasser oder in feuchter Luft entstehenden Lenticellenwucherungen, teilweise in Gegensatz zu der Ansicht anderer Autoren. Nur Schenk (1889, S. 566ff.) nimmt bei den von ihm beschriebenen Wucherungen Sauerstoffmangel als Reizursache an und vergleicht sie deshalb auch mit dem „Aërenchym“ der Sumpfpflanzen. Die späteren Autoren betonen vielmehr die unter Umständen günstige Wirkung von Sauerstoff und halten

die Berührung der Zweige mit feuchter Luft oder Wasser für den unentbehrlichen Reiz (v. Tubeuf, 1898, S. 410, Küster, 1903, S. 74ff.). Für die Rindenwucherungen bei *Ribes aureum* ist nach Sorauer (1907, S. 335ff.) „Wasserüberschuß“ die Ursache, Th. Wulff (1908, S. 19) hält für das Zustandekommen der von ihm beschriebenen Himbeerkallose überreiche Stickstoff- und Wasserzufuhr für wahrscheinlich. Eine eingehendere experimentelle Untersuchung der Rindenwucherungen scheint uns indes noch nötig zu sein. In diesem Zusammenhang sei auch noch aufmerksam gemacht auf eine Arbeit von Ritter (1913); dieser führt die bei Mucoraceen beobachtete Bildung von Riesenzellen auf die Wirkung von Säuren, und zwar speziell auf die Wirkung der Wasserstoffionen zurück (S. 373).

Schließlich können wir noch fragen, wie es bei unseren Wucherbildungen mit der Assimilation steht. Die Photosynthese wird hier in der Rinde, als ganzes betrachtet, nur eine geringe Rolle spielen, doch ist zu bemerken, daß z. B. die Parenchymzellen durch mehr oder minder reichlichen Gehalt an Chlorophyll ausgezeichnet sind, und daß eine Störung der Photosynthese hier für die einzelnen Zellen vielleicht von Bedeutung sein könnte. Auf die Dauer ist eine Photosynthese unmöglich gemacht (Schwinden des Chlorophylls), von den Vorgängen der Chemosynthese können wir nichts aussagen. Irgend eine geringe Assimilation wird, da Zellwachstum und Teilung stattfindet, wohl erfolgen. Vielleicht treten hier ähnliche Wachstumsprozesse auf, die Roux als Vorgänge „rein dimensionalen Wachstums“ bezeichnet hat (vgl. Küster, 1903, S. 68). Dieses soll im Gegensatz zum „Massenwachstum“ nicht durch Vermehrung, d. h. Assimilation, sondern vornehmlich durch Umlagerung der bereits vorhandenen organischen Substanz gekennzeichnet sein. —

II. Weitere Erscheinungen.

Außer den abnormen Gewebeänderungen traten durch Paraffin- und Vaselinebehandlung noch weitere Erscheinungen auf, auf die wenigstens ganz kurz hingewiesen werden soll. Dahin gehört die Bildung von Adventivwurzeln. Eine solche wurde beobachtet bei *Sambucus*, *Spiraea*, *Salix* (vgl. vorne), die Fälle waren ziemlich selten. Es wäre möglich, daß es, da durch Wucherung die Rinde als Leitungsbahn ausgeschaltet wird, zu einer übermäßigen An-

häufung von plastischem Material kommt (wie bei Ringelung) und daß dadurch die Bildung angeregt wird. Hier scheinen aber noch andere Faktoren mitzuspielen, deren weitere Zergliederung nicht erfolgte. Bei *Ginkgo* bekamen die Blätter an Zonen, die im Frühjahr mit Vaseline überzogen waren, ganz abnorme Formen (vgl. Fig. 43), eine direkte Berührung der Knospen mit Vaseline hatte nicht stattgefunden. Wurden die Knospen absichtlich mit Paraffin oder Vaseline überzogen (bei *Ribes*), so blieben sie außerordentlich lange in ihrer Entfaltung gehemmt. Auch sonst zeigten bisweilen ganze behandelte Pflanzen starke Entwicklungshemmung: *Aesculus*-Triebe trieben verspätet und mit kleineren Blättern aus,



Fig. 43. *Gingko biloba.*
Abnorm ausgebildete Blätter infolge Vaselinebehandlung (natürl. Größe).

manchmal erst im Herbst. Wenige Pflanzen vertrugen überhaupt kein Paraffin *(Ginkgo)*. In einigen Fällen trat indirekt dadurch Schädigung ein, daß infolge Wucherbildung einzelne Zweige abgeworfen wurden oder umknickten *(Spiraea, Robinia, Sambucus)*.

III.

Wenn wir das Physiologische kurz zusammenfassen, können wir sagen:

1. Die an Sproßachsen beobachteten Wucherungen werden nicht durch chemische Wirkung von Paraffin und Vaseline verursacht, sondern
2. wahrscheinlich durch Transpirationshemmung; vielleicht auch noch durch Sauerstoffmangel.

3. In den Wucherzellen herrscht verschiedener, aber höherer osmotischer Druck als in normalen Zellen.
4. Durch Überziehen der Zweigoberfläche können auch Adventivwurzeln und abnorme Blätter gebildet werden.

Diese Arbeit wurde angefertigt im botanischen Institut der Universität Münster, auf Veranlassung und unter Leitung von Prof. Tobler, dem ich für das große Interesse, mit dem er die Arbeit ständig verfolgte, meinen aufrichtigen Dank sage. Ebenso schulde ich großen Dank Prof. Correns für hilfreiche Unterstützung und Herrn Privatdozenten Dr. Heilbronn für manchen Rat.

Literatur-Verzeichnis.

Burgerstein, A., 1904, Die Transpiration der Pflanzen (Jena).

Devaux, H., 1900, Recherches sur les lenticelles. Annales des sciences naturelles, ser. VIII, Botanique, tom. XII, p. 1.

Duggar, M. B., 1901, Physiological studies with reference to the germination of certain fungous spores. Bot. Gazette, Vol. XXXI, p. 38—69.

Gola, G., Bull. Soc. Botan. Ital., 1912.

Haberlandt, G., 1875, Beiträge zur Kenntnis der Lenticellen. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, Bd. LXXII, Abteil. I.

—, 1909, Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl.

Heller, A., 1904, Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf die Pflanzen. Flora, Bd. 93, S. 1.

Klebahn, H., 1883, Über Struktur und Funktion der Lenticellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. I, S. 113—121.

—, 1884, Die Rindenporen. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVII, N. F., Bd. X.

Küster, E., 1903, Pathologische Pflanzenanatomie (Jena).

Krýz, Über die Aufnahme von Vaselineöl durch Balsaminen. Z. f. Pflanzenkr., Bd. XXIII, 1913, Heft 1.

Marx, L., 1911, Über Intumeszenzbildung an Laubblättern infolge von Giftwirkung. Öster. bot. Zeitschr., Bd. 60.

Müller, C., 1890, Ein Beitrag zur Kenntnis der Formen des Collenchyms. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 8, S. 150—166.

Porsch, O., 1911, Araceae. I. Die Anatomie der Nähr- und Haftwurzeln von *Philodendron Selloum*, C. Koch. (Ergebnisse der botanischen Expedition der k. Akad. d. Wiss. nach Südbrasilien 1901, Druckschriften d. math.-naturw. Kl. d. k. Akad., Bd. 78, Wien.)

Rahn, O., 1906, Ein Paraffin zersetzender Schimmelpilz. Centralbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd. XVI, S. 382—384.

Richter, O., 1908, Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotica. Naturw. Zeitschr. Lotos 1908, Bd. 56, S. 106.

Ritter, G. E., 1913, Die giftige und formative Wirkung der Säuren auf die Mucoraceen und ihre Beziehung zur *Mucor*-Hefebildung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, S. 351—403.

Roux, W., 1892, Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik (Leipzig).

Schenck, H., 1889, Über Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XX, S. 526—571.

Schmidt, R. H., 1891, Über Aufnahme und Verarbeitung von fetten Ölen durch Pflanzen. Flora, Bd. 74, S. 300—370, 3. Aufl.

Sorauer, P., 1907, Handbuch der Pflanzenkrankheiten (Berlin).

v. Tubeuf, C., 1898, Über Lenticellenwucherungen (Aërenchym) an Holzgewächsen. 1898, Forst.-naturw. Zeitschr., S. 408 ff. (Tübingen).

Vöchting, H., 1892, Über Transplantation am Pflanzenkörper.

Vouk, V., 1909, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lenticellen an Wurzeln von *Tilia*. S. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. CXVIII, Abt. I, S. 18.

Wisniewski, P., 1910, Über Induktion von Lenticellenwucherungen bei *Ficus*. Bull. d. l'acad. d. sc. de Cracovie, Sér. B.

Wulff, Th., 1908, Studien über heteroplastische Gewebewucherungen am Himbeer- und am Stachelbeerstrauch. Archiv für Botanik, Bd. VII.

Über die keimungsauslösende Wirkung der Stickstoffsalze auf lichtempfindliche Samen.

Von

Gustav Gassner.

I. Einleitung.

Nachdem A. Fischer[1]) im Jahre 1907 durch seine Keimungsuntersuchungen an Samen von Wasser- und Sumpfpflanzen in besonderer Weise die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung der Einwirkung chemischer Stoffe für die Auslösung des Keimungsprozesses gelenkt hatte, konnte zwei Jahre später E. Lehmann[2]) in der keimungsauslösenden Wirkung Knopscher Nährlösung einen weiteren sehr interessanten und für die Beurteilung der Frage der Lichtkeimung vielleicht prinzipiell bedeutungsvollen Fall feststellen.

Lehmann arbeitete in erster Linie mit den Samen von *Ranunculus sceleratus* und fand zunächst, daß die Keimung dieser Samen durch das Licht günstig beeinflußt wird; weiter aber stellte er fest, daß Knopsche Nährlösung die Lichtwirkung insoweit zu ersetzen vermag, als die Samen auf dieser auch in Dunkelheit auszukeimen vermögen, während sie das auf destilliertem Wasser eben nur im Lichte tun. In ähnlicher Weise wie Nährlösung wirkte das Auslegen der Samen auf Erde, während wässeriger Erdauszug nicht oder kaum wirkte. Die keimungsauslösende Wirkung Knopscher Nährlösung wurde von Lehmann auch für die Samen von *Stellaria media* festgestellt.

---

1) A. Fischer, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXV, 1907, S. 108—122.

2) E. Lehmann, Zur Keimungsphysiologie und -biologie von *Ranunculus sceleratus L.* und einigen anderen Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXVII, 1909, S. 476—494.

1911 habe ich dann selbst[1]) in der von mir eingehend auf Keimungsverhalten untersuchten südamerikanischen Graminee *Chloris ciliata* Samen kennen gelernt, deren Keimung ebenfalls in außerordentlichem Maße durch Nährlösung bezw. durch Erde gefördert wird. Bereits[2]) früher hatte ich gezeigt, daß das Licht für die Keimung von *Chloris ciliata* eine ausschlaggebende Rolle spielt. Wir haben also hier ähnliche Verhältnisse wie bei *Ranunculus sceleratus*. Wie die späteren Ausführungen dieser Arbeit zeigen, habe ich in den Jahren 1911 und 1912 in *Oenothera biennis* noch eine andere Pflanze angetroffen, deren Samenkeimung einerseits durch das Licht, andrerseits durch Knopsche Nährlösung günstig beeinflußt wird.

Es ist also Tatsache, daß die Samen von Pflanzen sehr verschiedener Familien in bezug auf ihre Keimung durch Knopsche Nährlösung günstig beeinflußt werden; und da es sich bei diesen Samen gleichzeitig um solche handelt, deren Keimung durch das Licht gefördert wird, so muß die Feststellung der keimungsauslösenden Wirkung Knopscher Nährlösung für die Theorie der Lichtkeimung von besonderer Wichtigkeit sein.

Zum Verständnis des unzweifelhaft bestehenden Zusammenhangs zwischen Lichtkeimung einerseits und der keimungsauslösenden Wirkung der Nährlösung andrerseits ist eine nähere Analyse der Wirkungsweise der Nährlösung unbedingt erforderlich. Auch Lehmann[3]) hat diese Notwendigkeit erkannt und ist auch bereits der Frage näher getreten, in welcher Weise die keimungsfördernde Wirkung der Erde und der Knopschen Nährlösung zu stande kommt, insbesondere ob die Nährlösung als Ganzes einwirken muß, oder aber ob nur bestimmte Komponenten die Wirkung der Nährlösung bedingen. Lehmann hat „in dieser Richtung schon eine ganze Reihe von Experimenten angestellt, ohne aber bisher einen positiven Erfolg erhalten zu haben; geringe Vorteile gegen Wasser sind meist da, besonders bei $Ca(NO_3)_2$ und KH_2PO_4“. Auf Grund seiner Versuche erklärt Lehmann es für „natürlich nicht ausge-

---

1) G. Gassner, Vorläufige Mitteilung neuerer Ergebnisse meiner Keimungsuntersuchungen mit *Chloris ciliata*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXIX, 1911, S. 708—722. — Ders., Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes und des Temperaturwechsels auf die Keimung von *Chloris ciliata*. Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anst., XXIX, 1911, S. 1—121.

2) G. Gassner, Über Keimungsbedingungen einiger südamerikanischer Gramineensamen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXVIII, 1910, S. 350—364.

3) Lehmann, a. a. O., S. 493.

schlossen, daß die Einzelchemikalien in anderen Prozentsätzen oder auch mehrere zusammen doch noch die Wirkung der ganzen Nährlösung erreichen", fügt jedoch gleichzeitig hinzu: die „bisherigen Versuche machen dies aber nicht wahrscheinlich".

Diese Ausführungen Lehmanns — neuere Untersuchungen in dieser Richtung liegen nicht vor — zeigen, daß die Frage nach der Art und Weise der Wirksamkeit der Knopschen Nährlösung bisher durchaus offen ist. Diese Frage hat nun in den im folgenden mitgeteilten Untersuchungen ihre Bearbeitung gefunden. Neben der speziellen Frage, in welcher Weise die Nährlösung, bezw. welche Komponenten der Nährlösung keimungsauslösend wirken, habe ich dann weiter das ganze Problem dadurch auf eine breitere Basis zu stellen versucht, daß ich nicht nur die in der Knopschen Nährlösung enthaltenen Stoffe, sondern auch eine ganze Reihe anderer Chemikalien zur Untersuchung herangezogen habe und durch geeignete Versuche die Gesetzmäßigkeiten der Einwirkung chemischer Stoffe, insbesondere die Schwellenwerte der Konzentration festzustellen suchte.

In bezug auf die technische Durchführung meiner in Hamburg in den Jahren 1911 und 1912 angestellten Untersuchungen habe ich Einiges bereits an früherer Stelle veröffentlicht[1]). Die Samen wurden stets in Petrischalen zur Keimung ausgelegt, abgesehen von den Versuchen auf Erde stets auf dem gleichen Fließpapier, nämlich einer vierfachen Schicht des Fließpapieres Nr. 598 der Firma Schleicher und Schüll. Die Dicke der Schicht wurde vierfach gewählt, um einem zu schnellen Eintrocknen in den natürlich nicht hermetisch schließenden Petrischalen vorzubeugen.

Das in den Petrischalen ausgelegte Filtrierpapier wurde bei Versuchsbeginn so stark angefeuchtet, daß es mit Flüssigkeit gesättigt war, ohne daß jedoch Flüssigkeit auf dem Filtrierpapier stand. Dieses richtige Anfeuchten erfolgt zweckmäßig in der Weise, daß man zunächst die Flüssigkeit im Überschuß zugibt und dann die Schalen so lange scharf abschwenkt, bis keine Tropfen mehr abspringen. — Da die Petrischalen bekanntlich nicht vollständig dicht schließen, so verdampft natürlich allmählich ein Teil des im Filtrierpapier enthaltenen Wassers; dieser Wasserverlust muß durch entsprechendes Nachfüllen von Wasser ausgeglichen werden. Das richtige, weder zu geringe, noch zu starke Nachfüllen läßt

1) G. Gassner, Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anst., 1911, S. 2—3.

sich in durchaus einwandfreier Weise durch tropfenweises Zugeben von Wasser durchführen, indem das Aussehen des Filtrierpapieres seine Feuchtigkeitsverhältnisse richtig beurteilen läßt; man bekommt bei Keimungsversuchen sehr bald ein feines und richtiges Gefühl für die den Samen gerade zusagenden Feuchtigkeitsverhältnisse, die eben während der Versuchsdauer innegehalten werden müssen.

Von besonderer Bedeutung ist natürlich die richtige Konstanz der Feuchtigkeitsverhältnisse für diejenigen Versuche, in denen das Filtrierpapier nicht mit destilliertem Wasser, sondern mit der Lösung irgendwelcher Stoffe getränkt ist; denn jede Verdunstung bedeutet eine Konzentrationssteigerung der gelösten Stoffe. Auch in diesem Fall wurde der Verdunstungsverlust durch tropfenweises Nachfüllen von Wasser ausgeglichen. Zum Nachfüllen wurde natürlich stets nur destilliertes Wasser benutzt, da ein Zugeben der gleichen Salzlösung die durch Verdunstung eingetretene Konzentrationssteigerung nicht aufgehoben hätte. Die Versuchsergebnisse zeigen, daß die angewandte Methodik: Auslegen der Samen auf eine bestimmte Konzentration und Konstanthalten derselben durch entsprechendes Nachfüllen destillierten Wassers eine einwandfreie ist, daß also die durch Verdunstung vorübergehend eintretende und durch Zugabe destillierten Wassers wieder aufgehobene Konzentrationssteigerung die zulässigen Grenzen nicht übersteigt. In einigen Fällen wurden die Konzentrationsschwankungen auch zahlenmäßig durch Wägung der Schalen und dementsprechende Berechnung ermittelt. So zeigte eine mit 0,01 Molekularlösung KNO_3 beschickte Schale nach 48stündigem Aufenthalt bei 19° eine Konzentration von 0,0107. Die Feuchtigkeit wurde durch Auffüllen destillierten Wassers schätzungsweise auf den alten Stand gebracht; die Nachprüfung ergab, daß hierdurch ein Sinken der Konzentration auf 0,0098 erzielt war. Nach weiteren 48 Stunden war die Konzentration wieder auf 0,0104 gestiegen; es wurde wieder destilliertes Wasser zugefügt, bis das Filtrierpapier nach dem Aussehen zu urteilen die ursprüngliche Feuchtigkeit wieder aufwies. Es ergab sich nunmehr eine Konzentration von 0,0099 usw. Es findet also bei der durchgeführten Methodik ein regelmäßiges Pendeln der Konzentration um einen Mittelwert statt, der unbedeutend höher ist als die jeweilige, in den Versuchsprotokollen vermerkte Anfangskonzentration.

Bei den Versuchen auf Nährlösung sowohl wie auf gewissen Salzlösungen stellte sich, bei längerer Versuchsdauer wenigstens,

das Auftreten von Pilzen und Bakterien als lästiger Übelstand heraus. Hier mußten dann von Zeit zu Zeit die Samen auf frisches Fließpapier, das natürlich mit der gleichen Lösung angefeuchtet war, umgelegt werden. Die Zeitabstände, innerhalb deren das Umlegen der Samen erfolgen mußte, hingen abgesehen von der Konzentration und Art der Lösung vor allem von den jeweiligen Keimungstemperaturen ab, indem das störende Auftreten von Pilzen bei höheren Temperaturen natürlich ein ungleich schnelleres war als bei tiefen.

Zu Versuchen in Dunkelheit standen mir in den Jahren 1911 und 1912 folgende konstante Temperaturen zur Verfügung: 1½°, 5—6°, 12°, 19°, 24°, 28°, 33°, die niederen Temperaturen (bis zu 19°) in geeigneten Kühlschränken, die nach meinen Angaben gebaut waren, die Temperaturen von 24—33° in Thermostaten bekannter Konstruktion.

Wenn ich diese Temperaturen hier als „konstante" bezeichne, so muß hinzugefügt werden, daß absolute Konstanz mit den mir zu Gebote stehenden technischen Hilfsmitteln nicht erzielt wurde; es handelt sich in exakter Ausdrucksweise nur um Temperaturen, die in sehr unbedeutendem Maße um einen konstanten Mittelwert schwankten. Die Schwankungen waren meist geringer als ± ½°; konstant 28° z. B. bedeutet also die Temperatur, die höchstens zwischen 27,5° und 28,5°, meist nur zwischen 27,9° und 28,1° schwankte usw. Daß unsere gewöhnlichen Thermoregulatoren derartige Schwankungen nicht ausschließen, dürfte allgemein bekannt sein.

Neben Versuchen in Dunkelheit kamen auch solche mit Belichtung im Keimbett zur Durchführung. Auch bei diesen Versuchen wurde auf möglichste Konstanz der Temperatur besonderes Gewicht gelegt; geringe Schwankungen in dem oben angegebenen Umfang waren jedoch auch hier nicht ganz vermeidbar.

Zur Untersuchung der Einwirkung von Tageslicht — es wurde stets nur diffuses Tageslicht verwendet — standen verschiedene Apparate zur Verfügung, welche die Untersuchung der Einwirkung des Lichtes bei konstanten Temperaturen ermöglichten:

I. Ein Thermostat bekannter Konstruktion, durch dessen Glastüren die schräg gegen das einfallende Licht gestellten Schalen das Tageslicht empfingen. Gasheizung, Regulierung derselben durch Quecksilberthermoregulator.

II. Ein nach meinen Angaben gebauter „Tageslichtapparat", der die Aufnahme einer großen Zahl von Schalen gestattete. Die

Schalen befanden sich über einem heizbaren Wasserbehälter in leicht geneigter Lage; Abschluß nach oben wurde durch eine über den Schalen angeordnete abnehmbare Glasplatte und ein darüber befindliches aufklappbares Fenster bewirkt. Gasheizung, Regulierung derselben durch Quecksilberthermoregulator; zur Innehaltung tiefer Temperaturen Berieselungsvorrichtung der über den Schalen angeordneten Glasplatte mit gekühltem Wasser.

III. Doppelglocken nach Art der Senebierschen Doppelglocken, jedoch ungleich breiter und weniger hoch. Der Mantel wird mit Wasser (ev. mit Kaliumbichromat-, Kupferoxydammoniaklösung) gefüllt, und bewirkt, daß geringe Schwankungen der Zimmertemperatur sich nur in sehr langsamer Weise dem Innenraum der Doppelglocke mitteilen. Da ferner die Aufstellung der Glocken in Räumlichkeiten erfolgte, die keine bedeutenden Temperaturschwankungen aufwiesen, so schwankten die unter den Glocken herrschenden Temperaturen höchstens um + 0,5°. In der wärmeren Jahreszeit wurde in einigen Versuchen vorgekühltes Wasser durch den Wassermantel der Glocken geleitet und so konstante niedere Temperaturen bei gleichzeitiger Belichtung erzielt. —

Ungleich komplizierter war der Apparat, welcher die Einwirkung starker künstlicher Lichtquellen bei beliebig einstellbaren konstanten Temperaturen ermöglichte. Die Wärmewirkung der Lichtquelle wurde durch Wasserfilter ausgeschlossen; die Heizung des Apparates erfolgte auf elektrischem Wege, und zwar wurde die Temperatur ohne Thermoregulator in einfacher aber durchaus exakter Weise auf konstanter Höhe (Schwankungen meist nur + 0,1°) gehalten. Eine Beschreibung dieses komplizierten „elektrischen Lichtapparates“ habe ich bereits früher in Aussicht gestellt und werde sie, ebenso wie eine solche der weiter oben erwähnten Apparate in absehbarer Zeit an anderer Stelle veröffentlichen. —

Es ist eine selbstverständliche Forderung, und ich habe bereits in früheren Arbeiten darauf hingewiesen, daß in allen Versuchen, in denen Keimungen in Dunkelheit einerseits und in Licht andrerseits miteinander in Vergleich gesetzt werden, in ganz besonderer Weise darauf zu achten ist, „die Lichtwirkung als solche, d. h. ohne gleichzeitig vorhandene störende Wärmewirkungen klarzulegen. Alle Versuche mit Belichtung, sei es natürlicher Belichtung durch diffuses Tageslicht — direktes Sonnenlicht wurde wegen der schwer völlig auszuschaltenden Wärmewirkung im allgemeinen

nicht verwendet —, sei es künstlicher Belichtung durch verschiedene Lichtquellen, fanden bei fast ganz konstanten Temperaturen statt (Schwankungen < 1°). Versuche bei der gleichen Temperatur in Dunkelheit gingen den Lichtversuchen parallel, so daß Unterschiede in den Keimprozenten zwischen hell und dunkel gekeimten Samen tatsächlich auf das Licht und in keiner Weise auf Wärmewirkung zurückzuführen sind. Ich schicke diese Bemerkung mit voller Absicht voran, um von vornherein dem Einwand zu begegnen, daß etwa auf Wärme zurückzuführende Wirkungen im folgenden als Lichtwirkungen bezeichnet sind. Was in der vorstehenden Arbeit auf Lichtwirkung zurückgeführt ist, besteht tatsächlich in einer Beeinflussung des Keimungsverlaufes durch das Licht, nicht durch Wärme"[1]).

Auch an dieser Stelle sei also darauf hingewiesen, daß meine Versuche — es gilt das sowohl für die früher mitgeteilten wie die im folgenden zusammengestellten — in dieser Richtung vollständig einwandfrei sind. Ich bin in der Notwendigkeit, dies hier nochmals mit Nachdruck zu betonen, weil neuerdings Baar[2]) meinen früheren diesbezüglichen Ausführungen nicht die entsprechende Beachtung geschenkt hat. Nach Baar wurde nämlich „in den Versuchen von Gassner nicht sicher gestellt, ob das Licht spezifisch durch die leuchtenden Strahlen wirkt". Die Gefahr, daß diese den Tatsachen in keiner Weise gerecht werdenden Ausführungen Baars irreführend wirken könnten, dürfte ja im Hinblick auf das in meinen früheren Arbeiten mitgeteilte Tatsachenmaterial kaum vorliegen; immerhin schien es mir richtig, die irrtümliche, oder doch zum mindesten mißverständliche Referierung meiner früheren Arbeiten von seiten Baars als solche zu kennzeichnen. —

Es ist im obigen nur von Versuchen mit konstanten Temperaturen die Rede gewesen. Neben diesen Versuchen mußten nun noch aus Gründen, auf die erst später eingegangen werden kann, in weitgehendem Umfang Versuchsreihen mit regelmäßigen Temperaturschwankungen, sog. „intermittierenden Temperaturen" durchgeführt werden. Hierfür standen Spezialapparate nicht zur Verfügung, waren auch nicht nötig; der Temperaturwechsel wurde in

1) G. Gassner, Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anst., 1911, S. 3.

2) H. Baar, Über den Einfluß des Lichtes auf die Samenkeimung und seine Abhängigkeit von anderen Faktoren. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 121, 1912, S. 34.

sehr einfacher Weise so durchgeführt, daß die Schalen während bestimmter Tagesstunden in der einen, während der übrigen Tagesstunden bei einer anderen konstanten Temperatur gehalten wurden. —

Zu jeder einzelnen Versuchsreihe wurden mindestens zwei Petrischalen zu je 100 Korn, vielfach drei oder auch vier Petrischalen à 100 Korn verwendet, um brauchbare Durchschnittswerte zu erhalten. Es sei bei dieser Gelegenheit einmal auf die schon längere Zeit zurückliegenden Untersuchungen und Berechnungen Rodewalds[1]) verwiesen, der zeigte, daß die Zahl der Versuche nicht zu gering bemessen werden darf, wenn man aus den Keimungsergebnissen vergleichbare Schlüsse ziehen will. Versuche mit je einer Schale gestatten im Hinblick auf die möglichen Versuchsfehler nicht immer einwandfreie Schlüsse, ein Umstand, dem in Keimungsuntersuchungen leider nicht immer die genügende Beachtung geschenkt wird.

Um auch bei größeren Versuchsserien — es wurden zuweilen an einem Tage mehr als 500 Petrischalen à 100 Korn angesetzt, also mehr als 50000 einzeln abgezählter Samen innerhalb weniger Stunden ins Keimbett ausgelegt — einen möglichst gleichzeitigen Versuchsbeginn der einzelnen Schalen zu gewährleisten, waren die zu den Versuchen bestimmten Samen vor Versuchsbeginn fertig abgezählt und brauchten am Versuchsbeginn nur auf das Fließpapier der Schalen ausgeschüttet und dort regelmäßig verteilt zu werden. Die Auszählung und Entfernung der keimenden Samen wurde im Lauf jedes Versuches mit teilweiser Ausnahme der Sonntage täglich vorgenommen, bei welcher Gelegenheit auch die Feuchtigkeit der Schalen kontrolliert und gegebenenfalls durch Nachfüllen destillierten Wassers auf den richtigen Stand gebracht wurde. Durch die tägliche Feststellung der eingetretenen Keimungen wurde ein lückenloses Bild des Keimungsverlaufes während der ganzen Versuchsdauer gewonnen, und diese täglich vorgenommenen Ablesungen ermöglichen es mir jetzt, nicht nur die in den einzelnen Versuchen erhaltenen Keimprozente, sondern auch die durchschnittliche Keimungsgeschwindigkeit der zur Keimung gekommenen Samen mitzuteilen. Damit aber ist ein für die Beurteilung des Keimungsversuches besonders wichtiges weiteres Datum gewonnen; die Mitteilung des Keimungsbeginns und der durchschnittlichen Keimge-

1) Rodewald, Über die Fehler der Keimkraftprüfungen, I u. II. Landw. Versuchsstationen, XXXVI, 1889, S. 105—112 u. 215—227. — Ders., Zur Methodik der Keimprüfungen. Ebenda, XLIX, 1898, S. 257—282.

schwindigkeit gestattet — einen stetigen Verlauf der Keimungskurve vorausgesetzt, was in den in der folgenden Arbeit enthaltenen Versuchen der Fall ist — einen Überblick über den Verlauf der Keimung, ohne daß eine Mitteilung der an den verschiedenen Tagen eingetretenen Keimungen im einzelnen nötig ist; eine solche Mitteilung der einzelnen Keimungen wäre im Hinblick auf den Umfang meiner Versuche schlechterdings unmöglich.

Von dem Umfang meiner Hamburger Versuche, die sich allerdings nicht nur auf die in der folgenden Arbeit behandelten, sondern auch auf anderweitige teils schon veröffentlichte, teils erst in späteren Veröffentlichungen wiederzugebende Fragen erstreckten, möge noch die Tatsache einen Begriff geben, daß täglich durchschnittlich etwa 1000 Petrischalen à 100 Korn auf eingetretene Keimungen abgelesen wurden. Diese Ablesungen, das Auszählen und Auslegen der Samen und die sonstigen damit in Zusammenhang stehenden Arbeiten wären für mich allein zu viel gewesen; ich bin der Leitung der Hamburger Botanischen Staatsinstitute, den Herren Prof. Zacharias †, Fitting und Voigt zu Dank verpflichtet, daß sie mir in Fräulein Wendt eine Hilfskraft zur Verfügung stellten, die mir bei meinen Arbeiten in überaus gewissenhafter und dankenswerter Weise assistierte.

II. Versuche mit Samen von *Ranunculus sceleratus*.

A. Allgemeines über die Einwirkung von Temperatur und Licht auf die Keimung von *Ranunculus sceleratus*.

Im Hinblick darauf, daß Lehmann[1]) speziell für die Samen von *Ranunculus sceleratus* eine keimungsauslösende Wirkung Knopscher Nährlösung beobachten konnte, habe ich ebenfalls Samen dieser Pflanzenart als Ausgangsmaterial für meine Untersuchungen gewählt.

Das von mir verwendete Material habe ich unter freundlicher Unterstützung durch Herrn Obergärtner Hildebrand-Hamburg, dem ich auch für die Angabe des Standortes zu Dank verpflichtet bin, am 5. Juli 1911 auf dem Priwall bei Travemünde gesammelt. Außerdem kamen noch Proben von drei anderen Standorten, nämlich Fuhlsbüttel bei Hamburg, Cuxhaven und aus der Nähe des

1) Lehmann, Zur Keimungsphysiologie und -biologie von *Ranunculus sceleratus* L. und einigen anderen Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXVII, 1909, S. 476—494.

Passader Sees (Probstei) zur Untersuchung, die beiden letzteren im Hinblick darauf, daß Lehmann mit Material aus diesen Gegenden gearbeitet hatte. Die an diesen verschiedenen Punkten gesammelten Proben verhielten sich genau wie das auf dem Priwall gesammelte Material; daher kann ich mich darauf beschränken, im folgenden nur die Versuche mitzuteilen, welche mit dem am 5. Juli auf dem Priwall gesammelten Material ausgeführt sind. Es sind das auch die bei weitem umfangreichsten Versuchsserien, da das auf dem Priwall gesammelte Material das übrige an Menge um ein Vielfaches übertraf.

Bevor ich nun auf die Versuche, in denen die Samen von *Ranunculus sceleratus* auf Knopscher Nährlösung und verschiedenen Salzlösungen zur Keimung ausgelegt waren, eingehen kann, ist eine Darlegung der allgemeinen Keimungsbedingungen dieser Samen notwendig.

Lehmann verdanken wir, wie bereits oben erwähnt, die Angabe, daß die Keimung von *Ranunculus sceleratus* durch das Licht in nennenswerter Weise gefördert wird; in einem Versuch vom 20. II. 08 kamen von 100 Samen im Licht 49, in Dunkelheit 0 zur Keimung.

Die Nachprüfung der Lehmannschen Angaben ergab nun, daß in der Tat das Licht keimungsauslösend wirkt; es stellte sich jedoch weiter heraus, daß diese keimungsauslösende Wirkung nur unter ganz bestimmten Temperaturbedingungen zutage tritt. Lehmann[1]) gibt allerdings auch später noch an, daß *Ranunculus sceleratus* einen Fall darstellt, „wo Temperaturdifferenzen, zumindest in früheren Nachreifestadien, die Lichtwirkung wenig oder gar nicht modifizieren — abgesehen dann, wenn Temperatur und Substratwirkung verbunden sind"; demgegenüber zeigen jedoch die im folgenden mitgeteilten Versuche in ganz unzweifelhafter Weise, daß gerade bei *Ranunculus sceleratus*, und auch in frühen Nachreifestadien die Lichtwirkung in außerordentlichem Maße von den besonderen Temperaturverhältnissen abhängig ist, und daß nur die Erkenntnis, daß Temperatur- und Lichtwirkung sich gegenseitig bedingen, uns die Möglichkeit in die Hand gibt, der Frage der keimungsauslösenden Wirkung der Knopschen Nährlösung in exakter Weise näher zu treten.

1) E. Lehmann, Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Zeitschr. f. Bot., IV, 1912, S. 488.

Tabelle 1.

Versuche in Licht und Dunkelheit bei konstanten Temperaturen.
Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Beginn des Versuches	Schluß des Versuches	Konstante Temperatur °C	Art der Beleuchtung im Keimbett	Keimprozente d. einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt
2532, 1a, b	2 × 100	31. VII. 11	15. X. 11	33	diffuses Tageslicht	0, 0	**0**
5a, b	"	"	"	23—24	" "	0, 0	**0**
2a, b	"	"	"	33	in Dunkelheit	0, 0	**0**
3a, b	"	"	"	28	" "	0, 0	**0**
4a, b	"	"	"	24	" "	0, 0	**0**
6a, b	"	"	"	19	" "	0, 0	**0**
7a, b	"	"	"	12	" "	0, 0	**0**
2567, 6a, b	2 × 100	25. VIII. 11	26. X. 11	33	diffuses Tageslicht	0, 0	**0**
7a, b	"	"	"	22—23	" "	0, 0	**0**
1a, b	"	"	"	33	in Dunkelheit	0, 0	**0**
2a, b	"	"	"	28	" "	0, 0	**0**
3a, b	"	"	"	24	" "	1, 0	**0,5**
4a, b	"	"	"	19	" "	0, 0	**0**
5a, b	"	"	"	12	" "	0, 0	**0**
2845, 1a—c	3 × 100	7. XI. 11	15. IV. 12	19	diffuses Tageslicht	1, 0, 0	**0,3**
2a—c	"	"	22. XII. 11	28	" "	0, 0, 0	**0**
2854, 1a, b	2 × 100	"	15. IV. 12	12	in Dunkelheit	0, 0	**0**
2a, b	"	"	"	19	" "	0, 0	**0**
3a, b	"	"	"	28	" "	0, 0	**0**
2974, 1a, b	2 × 100	22. XII. 11	9. II. 12	16—17	diffuses Tageslicht	0, 0	**0**
4a—c	3 × 100	"	"	16—17	in Dunkelheit	0, 0, 0	**0**
3041, 5a—c	3 × 100	3. II. 12	15. IV. 12	19	diffuses Tageslicht	0, 1, 1	**0,7**
6a—c	"	"	"	28	" "	0, 0, 0	**0**
1a—c	"	"	29. IV. 12	12	in Dunkelheit	0, 0, 0	**0**
2a—c	"	"	"	19	" "	0, 1, 0	**0,3**
3a—c	"	"	"	24	" "	0, 0, 0	**0**
4a—c	"	"	"	28	" "	0, 0, 0	**0**
3051, 1a—c	3 × 100	25. I. 12	26. II. 12	26	Osramlicht 600 NK	0, 0, 0	**0**
3a—c	"	"	"	26	in Dunkelheit	0, 0, 0	**0**
3199, 1a—c	3 × 100	16. IV. 12	1. V. 12	28	Osramlicht 600 NK	0, 0, 0	**0**
3a—c	"	"	"	28	diffuses Tageslicht	0, 0, 0	**0**
2a—c	"	"	"	28	in Dunkelheit	0, 0, 0	**0**
3191, 1a, b	2 × 100	17. IV. 12	22. VII. 12	28	diffuses Tageslicht	0, 0	**0**
2a, b	"	"	"	20—21	" "	0, 0	**0**
3a, b	"	"	"	28	in Dunkelheit	0, 0	**0**
4a, b	"	"	"	24	" "	0, 0	**0**
5a, b	"	"	"	19	" "	0, 0	**0**
3340, 5a—c	3 × 100	13. VI. 12	22. VII. 12	28	diffuses Tageslicht	0, 1, 0	**0,3**
6a—c	"	"	1. VIII. 12	21—22	" "	2, 0, 0	**0,7**
1a—c	"	"	"	28	in Dunkelheit	0, 0, 0	**0**
2a—c	"	"	"	24	" "	0, 0, 3	**1,0**
3a—c	"	"	"	19	" "	0, 0, 0	**0**
4a—c	"	"	"	12	" "	0, 0, 0	**0**
3564, 1a—c	3 × 100	26. VII. 12	25. IX. 12	33	diffuses Tageslicht	0, 0, 0	**0**
2a—c	"	"	"	33	in Dunkelheit	0, 0, 0	**0**

In Tabelle 1 (S. 269) gebe ich zunächst eine Zusammenstellung von Versuchen, in denen die Samen von *Ranunculus sceleratus* teils in Dunkelheit, teils in Licht (diffuses Tageslicht bezw. künstliche Lichtquellen) bei konstanten Temperaturen ausgelegt waren.

In den vorstehend erwähnten Versuchen mit konstanten Temperaturen sind nun fast gar keine Keimungen erfolgt, weder in Dunkelheit noch in Licht. Ein keimungsauslösender Einfluß des Lichtes ist also nicht festzustellen. Daß von einer mangelnden Keimfähigkeit des in den Versuchen verwendeten Samenmateriales nicht die Rede sein kann, ergeben schon die folgenden Versuche und geht dann in noch höherem Maße aus den später mitgeteilten Versuchsreihen hervor, in denen Keimungen von mehr als 80 % ohne Schwierigkeiten erzielt werden konnten.

Stellen schon die bisherigen Beobachtungen, in denen es nicht gelang, durch Belichtung im Keimbett Keimungen auszulösen, einen anscheinenden Widerspruch zu den Befunden Lehmanns dar, so gilt das in dem gleichen Maße für die folgenden Versuche, in denen Samen von *Ranunculus sceleratus*, die auf Fließpapier mit destilliertem Wasser zur Keimung ausgelegt waren, gerade in Dunkelheit, wenn auch nicht mit den maximalen, aber doch mit sehr beträchtlichen Prozenten zur Keimung gebracht wurden. Nach Lehmann keimen die Samen in Dunkelheit nur, wenn man sie auf Erde bezw. auf Nährlösung auslegt. Es gelingt jedoch, sie auch auf destilliertem Wasser in nennenswertem Maße zur Keimung zu bringen, wenn man sie in geeigneter Weise mit intermittierenden Temperaturen behandelt. In den folgenden Versuchen wurden die mit den Samen beschickten Schalen täglich 4 Stunden, nämlich von 10 Uhr Vorm. bis 2 Uhr Nachm. bei der einen, während der übrigen Zeit bei einer anderen Temperatur gehalten. Die Ergebnisse eines Teiles meiner in dieser Weise durchgeführten Versuche sind in der folgenden Tabelle 2 (S. 272 und 273) zusammengestellt.

In den nachstehenden Versuchen (Tab. 2) sind verschiedene Temperaturen und Temperaturdifferenzen zur Anwendung gekommen. In jeder einzelnen Versuchsreihe zeigt sich übereinstimmend, daß Keimungen in nennenswertem Maße ausgelöst werden, wenn erstens das bei der intermittierenden Behandlung angewendete Temperaturintervall ein genügend großes ist; regelmäßiger Temperaturwechsel

zwischen 28° und 12°, oder aber zwischen 19° und 5/6° wirkt keimungsauslösend, ein solcher zwischen 28° und 19° bezw. zwischen 19° und 12° dagegen nicht oder doch nur in ganz schwachem Maße.

Zweitens aber ist es für das Keimungsergebnis nicht gleichgültig, in welcher Weise die intermittierenden Temperaturen angewandt werden, d. h. welche Temperatur die längere und welche die kürzere Zeit täglich einwirken muß; man muß vielmehr die intermittierenden Temperaturen in der Weise zur Anwendung bringen, daß die Samen die kürzere Zeit bei höheren, die längere bei niederen Temperaturen gehalten werden, wenn man Keimungen erzielen will. 4 Stunden täglich 28° — 20 Stunden 12° bewirken Keimungen, die je nach Nachreife der Samen 20,3 bis mehr als 50 % betragen; die umgekehrte Behandlung 4 Stunden 12° — 20 Stunden 28° löst fast gar keine Keimungen aus.

Es ist nun nicht meine Absicht, hier eine Darlegung der Gesetzmäßigkeiten der Einwirkung des Temperaturwechsels auf die Keimung der Samen zu geben; die Bearbeitung der einschlägigen Fragen ist experimentell längst abgeschlossen, muß jedoch einer besonderen Veröffentlichung vorbehalten bleiben. An dieser Stelle sei eben nur festgestellt, daß die Samen von *Ranunculus sceleratus* auch auf destilliertem Wasser in Dunkelheit zur Keimung zu bringen sind, und daß den Temperaturverhältnissen in besonderem Maße Aufmerksamkeit zugewendet werden muß.

Ich wende mich nun zunächst wieder der von Lehmann gemachten Angabe zu, daß die Samen von *Ranunculus sceleratus* durch das Licht in der Keimung gefördert werden. In den bisher wiedergegebenen Versuchen fanden wir das nicht bestätigt, da Belichtung im Keimbett nicht keimungsauslösend wirkte, während andrerseits geeignete Temperaturschwankungen die Samen auch in Dunkelheit zur Keimung schreiten ließen.

Es gibt nun aber in der Tat doch eine überaus deutliche keimungsauslösende Wirkung des Lichtes; nur liegen eben die Verhältnisse in keiner Weise so einfach, wie es nach den relativ geringen, auch nicht mit entsprechender Berücksichtigung der Temperaturschwankungen durchgeführten Versuchen Lehmanns scheinen könnte.

Tabelle 2.

Versuche in Dunkelheit bei intermittierenden Temperaturen.
Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Beginn des Versuches	Schluß des Versuches	Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittliche Keimgeschwindigkeit Tage
2565, 1a—c	3 × 100	25. VIII. 11	4. X. 11	Täglich 4 Std. 28°, 20 Std. 12°	18, 21, 22	**20,3**	9	16,94
2a—c	„	„	„	„ 4 „ 12°, 20 „ 28°	1, 4, 4	**3,0**	13	29,78
3a—c	„	„	„	„ 4 „ 28°, 20 „ 19°	6, 1, 1	**2,7**	9	24,44
4a—c	„	„	„	„ 4 „ 19°, 20 „ 28°	4, 2, 3	**3,0**	27	38,18
2585, 1a—c	3 × 100	15. IX. 11	27. X. 11	Täglich 4 Std. 28°, 20 Std. 12°	30, 41, 36	**32,3**	8	16,03
2a—c	„	„	„	„ 4 „ 12°, 20 „ 28°	0, 2, 3	**1,7**	13	22,80
3a—c	„	„	„	„ 4 „ 28°, 20 „ 19°	3, 6, 7	**5,3**	11	19,93
4a—c	„	„	„	„ 4 „ 19°, 20 „ 28°	4, 0, 2	**2,0**	26	32,50
2862, 3a—c	3 × 100	13. XI. 11	3. I. 12	Täglich 4 Std. 19°, 20 Std. 5/6°	40, 42, 56	**46,0**	17	30,02
4a—c	„	„	„	„ 4 „ 5/6°, 20 „ 19°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
1a—c	„	„	„	„ 4 „ 19°, 20 „ 12°	4, 0, 4	**2,7**	14	29,13
2a—c	„	„	„	„ 4 „ 12°, 20 „ 19°	0, 0, 1	**0,8**	36	36,00

2863, 3a—c	3 × 100	13. XI. 11	27. XII. 11	Täglich 4 Std. 28°, 20 Std. 12°	41, 39, 26	**35,3**	8	17,85
4a—c	"	"	"	" 4 " 12°, 20 " 28°	3, 1, 2	**2,0**	23	33,00
1a—c	"	"	"	" 4 " 28°, 20 " 19°	1, 5, 4	**3,3**	12	21,65
2a—c	"	"	"	" 4 " 19°, 20 " 28°	2, 0, 0	**0,7**	28	31,00
2922, 1a—c	3 × 100	7. XII. 11	18. I. 12	Täglich 4 Std. 28°, 20 Std. 12°	45, 59, 47	**50,3**	10	17,62
2a—c	"	"	"	" 4 " 12°, 20 " 28°	1, 1, 1	**1,0**	19	24,00
3a—c	"	"	"	" 4 " 28°, 20 " 19°	3, 2, 6	**3,7**	12	21,64
4a—c	"	"	"	" 4 " 19°, 20 " 28°	2, 0, 0	**0,7**	39	40,50
3192, 1a—c	3 × 100	16. IV. 12	28. V. 12	Täglich 4 Std. 28°, 20 Std. 12°	50, 53, 64	**55,7**	9	19,53
2a—c	"	"	"	" 4 " 12°, 20 " 28°	2, 2, 7	**3,7**	14	24,90
3a—c	"	"	"	" 4 " 28°, 20 " 19°	4, 5, 1	**3,3**	13	22,20
4a—c	"	"	"	" 4 " 19°, 20 " 28°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3203, 1a—c	3 × 100	23. IV. 12	12. VI. 12	Täglich 4 Std. 19°, 20 Std. 5/6°	58, 48, 55	**53,7**	18	34,58
2a—c	"	"	"	" 4 " 5/6°, 20 " 19°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3a—c	"	"	"	" 4 " 19°, 20 " 12°	15, 13, 11	**13,7**	13	28,03
4a—c	"	"	"	" 4 " 12°, 20 " 19°	2, 2, 1	**2,7**	17	23,20
3344, 1a—c	3 × 100	13. VI. 12	25. VII. 12	Täglich 4 Std. 28°, 20 Std. 12°	65, 47, 44	**52,0**	9	19,63
2a—c	"	"	"	" 4 " 12°, 20 " 28°	1, 1, 3	**1,7**	21	28,00
3a—c	"	"	"	" 4 " 28°, 20 " 19°	6, 4, 4	**4,7**	14	22,42
4a—c	"	"	"	" 4 " 19°, 20 " 28°	5, 1, 4	**3,3**	22	31,00
3345, 1a, b	2 × 100	13. VI. 12	25. VII. 12	Täglich 4 Std. 28°, 20 Std. 1½°	28, 33	**30,5**	15	30,54
2a, b	"	"	"	" 4 " 1½°, 20 " 28°	0, 0	**0**	∞	∞
3a, b	"	"	"	" 4 " 28°, 20 " 5/6°	60, 69	**64,5**	15	25,52
4a, b	"	"	"	" 4 " 5/6°, 20 " 28°	0, 0	**0**	∞	∞

In Tabelle 1 waren Versuche in Licht und in Dunkelheit gegenübergestellt, die bei gleichen und konstanten Temperaturen durchgeführt sind; diese Versuche ergaben keine keimungsauslösende Wirkung des Lichtes. Die folgende Tabelle 3 enthält nun Versuche, in denen die Samen von *Ranunculus sceleratus* teils im Licht, teils in Dunkelheit nicht nur bei konstanten Temperaturen, sondern auch bei regelmäßigen in den Dunkel- und Lichtversuchen genau gleich gehaltenen Temperaturschwankungen gehalten wurden. Bringt man nämlich das Licht bei gleichzeitiger Anwendung von Temperaturschwankungen zur Einwirkung, so zeigt sich in der Tat ein ganz außerordentlicher keimungsauslösender Einfluß der Belichtung im Keimbett.

Die in Tabelle 3a—c enthaltenen Versuchsreihen bestätigen zunächst die früheren Feststellungen, daß das Licht bei konstanten Temperaturen nicht keimungsauslösend wirkt, und daß eine geeignete Behandlung mit intermittierenden Temperaturen auch in Dunkelheit nennenswerte Keimungen bedingt. Während aber Temperaturwechsel in Dunkelheit nur dann Keimungen auslöst, wenn erstens das angewendete Temperaturintervall ein großes ist, und wenn zweitens die niederen Temperaturen die längere, die höheren die kürzere Zeit einwirken, treten bei Belichtung im Keimbett Keimungen auch dann ein, wenn das Temperaturintervall ein geringes ist, und wenn die höheren Temperaturen die längere, die niederen die kürzere Zeit täglich einwirken. Von den in Tabelle 3b zur Anwendung gekommenen Temperaturschwankungen wirkt in Dunkelheit nur die Behandlung: täglich 4 Std. 28° — 20 Std. 12° keimungsauslösend; bei Belichtung im Keimbett treten dagegen auch bei den anderen intermittierenden Temperaturen: 4 Std. 12° — 20 Std. 28°, 4 Std. 28° — 20 Std. 19°, 4 Std. 19° — 20 Std. 28° nennenswerte Keimungen ein; den Keimungen von 1,0, 3,7, 0,7% in Dunkelheit stehen hier solche von 31,5, 60,5 und 28,0% bei gleichzeitiger Belichtung gegenüber. Auch bei der an erster Stelle erwähnten intermittierenden Behandlung: täglich 4 Std. 28° — 20 Std. 12° zeigt die Steigerung der Keimprozente von 50,3 in Dunkelheit auf 87,0% in Tageslicht bei gleichzeitiger Herabsetzung der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit von 17,62 auf 14,73 Tage deutlich die keimungsfördernde Wirkung des Lichtes. Diese erstreckt sich also auf alle Arten der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen; die maximalen Keimprozente wurden allerdings auch bei Belichtung nur dann erzielt, wenn das ange-

Tabelle 3a.

Versuche in Licht und Dunkelheit bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.
Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.
Beginn des Versuches: 13. XI. 11, Schluß des Versuches: 3. I. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Belichtung, Temperatur bezw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		konstante Temperaturen:				
2865, 1a—c	3 × 100	in Dunkelheit, konst. Temp. von 19°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
2a—c	„	„ „ „ „ „ 12°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3a—c	„	„ „ „ „ „ 5/6°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
4a—c	„	in Tageslicht, konst. Temp. von 19°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
		intermittierende Temperaturen:				
2862, 1a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 19°, 20 Std. (2 N.—10 V) Dunkel 12°	4, 0, 4	**2,7**	14	29,13
2864, 1a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N) Tageslicht 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 12°	44, 47	**45,5**	8	20,88
2862, 2a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 19°	0, 0, 1	**0,3**	36	36,00
2864, 2a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 19°	17, 9	**13,0**	10	23,12
2862, 3a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 5/6°	40, 42, 56	**46,0**	17	30,02
2864, 3a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Tageslicht 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 5/6°	81, 85	**83,0**	17	26,61
2862, 4a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 5/6°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 19°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
2864, 4a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 5/6°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 19°	7, 5	**6**	12	30,21

Anmerkung: Soweit die Bezeichnung „Dunkel“ vorliegt, befanden sich die Schalen in den dunklen Thermostaten bezw. Kühlschränken der betr. Temperaturen; die Bezeichnung „Tageslicht 19°“ besagt, daß die Schalen sich in der angegebenen Zeit in dem auf 19° eingestellten Tageslichtapparat befanden und dem Tageslicht ausgesetzt waren.

Da das Umstellen der Schalen von einem Thermostat oder Apparat in den anderen regelmäßig um 10 Uhr Vorm. bezw. 2 Uhr Nachm. erfolgte, so sind die Schalen 2864, 1a, b und 3a, b während ihres ganzen, täglich von 10 Vorm. bis 2 Nachm. dauernden Aufenthaltes bei 19° belichtet worden, während die Schalen 2864, 2a, b und 4a, b, die täglich 20 Stunden bei 19° gehalten wurden, nur in der Zeit von Tagesanbruch bis 10 Vorm. und von 2 Nachm. bis zum Dunkelwerden dem Licht ausgesetzt waren, die übrige Zeit ihres Aufenthaltes bei 19° aber in Dunkelheit verbringen mußten.

Tabelle 3b.

Versuche in Licht und Dunkelheit bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.

Beginn des Versuches: 7. XII. 11,
Schluß der Versuchsreihe 2920: 26. I. 12,
Schluß der Versuchsreihen 2922 und 2934: 18. I. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Belichtung, Temperatur bezw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		konstante Temperaturen:				
2920, 1a—c	3 × 100	in Dunkelheit, konst. Temp. von 12°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
2a—c	„	„ „ „ „ „ 19°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3a—c	„	„ „ „ „ „ 24°	0, 0, 1	**0,3**	18	18
4a—c	„	„ „ „ „ „ 28°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
5a—c	„	in Tageslicht, konst. Temp. von 19°	0, 1, 1	**0,7**	42	43
6a, b	2 × 100	„ „ „ „ „ 28°	0, 0	**0**	∞	∞
		intermittierende Temperaturen:				
2922, 1a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 12°	45, 59, 47	**50,3**	10	17,62
2934, 1a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Tageslicht 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 12°	85, 89	**87,0**	8	14,73
2922, 2a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 12°, 20 Std (2 N.—10 V.) Dunkel 28°	1, 1, 1	**1,0**	19	24,00
2934, 2a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 28°	40, 23	**31,5**	9	21,51
2922, 3a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 19°	3, 2, 6	**3,7**	12	21,64
2934, 3a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Tageslicht 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 19°	54, 67	**60,5**	7	19,94
2922, 4a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 28°	2, 0, 0	**0,7**	39	40,50
2934, 4a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 28°	26, 30	**28,0**	6	26,88

Anmerkung: In bezug auf die Dauer der täglichen Belichtung vgl. das in Anmerkung zu Tabelle 3a Gesagte.

Tabelle 3c.

Versuche in Licht (diffuses Tageslicht) und Dunkelheit bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen. Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser. Versuchsbeginn: 25. V. 12, Versuchsschluß: 6. VII. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Belichtung, Temperatur bezw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		konstante Temperaturen:				
3363, 1a—c	3 × 100	in Dunkelheit, konst. Temp. von 28°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
2a—c	„	„ Tageslicht, „ „ „ 28°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3a—c	„	in Dunkelheit, konst. Temp. von 24°	0, 0, 0,	**0**	∞	∞
		intermittierende Temperaturen:				
3363, 4a—c	3 × 100	tägl. 6 Std. (9 V.—3 N.) Dunkel 28°, 18 Std. (3 N.—9 V.) Dunkel 24°	0, 0, 1	**0,3**	24	24
5a—c	„	tägl. 6 Std. (9 V.—3 N.) Tageslicht 28°, 18 Std. (3 N.—9 V.) Dunkel 24°	78, 67, 69	**71,3**	8	18,55

wendete Temperaturintervall ein hohes ist, und wenn die niederen Temperaturen die längere, die höheren die kürzere Zeit einwirken. Daß das Licht jedoch auch bei sehr geringen Temperaturschwankungen keimungsauslösend wirken kann, zeigen die in Tabelle 3c enthaltenen Ergebnisse, die im übrigen mit den in Tabelle 3a und 3b enthaltenen insoweit nicht direkt vergleichbar sind, als, wie aus dem verschiedenen Keimungsbeginn hervorgeht, Unterschiede der Nachreife und vor allem Unterschiede der Lichtintensität vorliegen: die Versuche der Tabellen 3a und 3b fielen in den Winter 1911/12, der Versuch 3c erst in den folgenden Sommer.

Genau so wie für Tageslicht ließ sich auch für künstliche Lichtquellen eine keimungsauslösende Wirkung des Lichtes dann feststellen, wenn gleichzeitig Temperaturschwankungen zur Anwendung kamen. Ein Versuch dieser Art ist in Tabelle 4 (S. 278) enthalten und bestätigt das oben für Tageslichtwirkung Gesagte.

Damit wären die allgemeinen Keimungsbedingungen von *Ranunculus sceleratus* festgestellt. Neu ist die Tatsache, daß die

Keimung in weitgehendem Maße von der etwaigen Anwesenheit von Temperaturschwankungen bedingt wird; insbesondere ist auch die Lichtwirkung von der Anwesenheit von Temperaturschwankungen abhängig, indem das Licht nicht bei konstanten, wohl aber bei intermittierenden Temperaturen keimungsauslösend wirkt. Wir können dies Ergebnis dahin ausdrücken, daß Temperaturschwankungen die Samen gegen Licht empfindlicher machen; im Hinblick darauf, daß bedeutende und in bestimmter Weise gesetzmäßige Temperaturschwankungen auch in Dunkelheit keimungsauslösend wirken, während im Licht sehr geringe Temperaturschwankungen ausreichend sind, können wir aber auch sagen, daß Lichtwirkung im Keimbett die Samen gegen Temperaturschwankungen empfindlicher macht.

Tabelle 4.

Versuche in Licht (Osramlicht) und Dunkelheit bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.
Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.
Lichtquelle: ununterbrochen brennendes Osramlicht von 600 NK in ca. 40 cm Entfernung von den Schalen.
Versuchsbeginn: 25. I. 12, Versuchsschluß: 26. II. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Belichtung, Temperatur bezw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente		Beginn der Keimung	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit
			der einzelnen Schalen	im Durchschnitt	Tage	Tage
		konstante Temperaturen:				
3051, 3a—c	3 × 100	in Dunkelheit, konst. Temp. v. 26°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3051, 1a—c	3 × 100	in Osramlicht, konst. Temp. v. 26°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
		intermittierende Temperaturen:				
3054, 1a—c	3 × 100	täglich 4 Std. Dunkel 26°, 20 Std. Dunkel 12°	43, 52, 47	**47,3**	10	18,18
3053, 1a, b	2 × 100	täglich 4 Std. Osramlicht 26°, 20 Std. Dunkel 12°	83, 79	**81,0**	9	14,62
3054, 3a—c	3 × 100	täglich 4 Std. Dunkel 12°, 20 Std. Dunkel 26°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3053, 3a, b	2 × 100	täglich 4 Std. Dunkel 12°, 20 Std. Osramlicht 26°	32, 19	**25,5**	12	21,87

Anmerkung: „täglich 4 Stunden" entsprechen regelmäßig der Zeit von 10 Vorm. bis 2 Nachm., „20 Stunden" der Zeit von 2 Nachm. bis 10 Vorm. des nächsten Tages.

Der von Lehmann 1909 festgestellte fördernde Einfluß des Lichtes auf die Keimung von *Ranunculus sceleratus* besteht also in der Tat, allerdings, wie ich bereits oben sagte, nicht in der einfachen Weise, wie es nach den Versuchen Lehmanns scheinen könnte. Es besteht nun zwar eine gewisse Möglichkeit, daß Lehmann zufällig mit Samen von *Ranunculus sceleratus* gearbeitet hat, die sich, weil an Pflanzen anderer Standortsverhältnisse entwickelt, anders verhalten haben. Da ich jedoch in meinen Versuchen Samen verschiedener Standorte, darunter auch aus Cuxhaven und der Probstei, woher Lehmann einen Teil seines Untersuchungsmateriales bezog, verwendet habe und da alle Proben sich durchaus gleich verhielten, so glaube ich die Möglichkeit eines abweichenden Verhaltens des von Lehmann verwendeten Samenmateriales nicht als wirklichen oder doch nicht als alleinigen Erklärungsgrund heranziehen zu dürfen.

Vielmehr scheint es mir, daß das von Lehmann in seiner Arbeit über die Keimungsverhältnisse von *Ranunculus sceleratus* nicht entsprechend berücksichtigte Zusammenwirken von Temperatur und Licht die Erklärung für die scheinbar abweichenden Ergebnisse dieses Autors enthält. „Die Versuche wurden", wie Lehmann selbst angibt[1]), „teils in diffusem, teils zeitweise in direktem Sonnenlicht angestellt, letzteres aber wegen der erheblich stärkeren Transpiration nur in einigen speziellen Fällen. Die Temperatur war verschieden, teils Zimmertemperatur etwa 15—20 ° C, teils die Temperatur eines Treibhauses mit 20—25 ° C. In einigen Fällen wurde die Temperatur hier und da an beigelegten Thermometern abgelesen". Die Versuche wurden also, wie auch die weiteren Einzelheiten zeigen, ohne besondere Berücksichtigung der in den Versuchen unzweifelhaft vorliegenden Temperaturschwankungen durchgeführt, und dieses Moment muß in erster Linie bei einem Vergleich der Lehmannschen Befunde mit den im obigen mitgeteilten Ergebnissen berücksichtigt werden. —

Für die Tatsache, daß auch geringe Temperaturschwankungen bei gleichzeitiger Anwesenheit von Licht keimungsauslösend wirken, in Dunkelheit dagegen nicht, sei in Tabelle 5 noch ein weiteres Beispiel angeführt. Es handelt sich hier um eine Versuchsreihe, die, was Innehaltung der Temperaturschwankungen anbetrifft, etwa den Lehmannschen Versuchen an die Seite gestellt werden kann: Ge-

1) Lehmann, a. a. O., 1909, S. 477.

wächshaustemperaturen von etwa 18—22° C, also keine konstanten Temperaturen. Dementsprechend traten in den belichteten Schalen 1 a—c, 3 a—c, 4 a—c nennenswerte Keimungen ein, während die Samen unter der mit Schwefelkohlenstoff + Jod gefüllten Glocke, deren Mantel wohl für Wärmestrahlen, dagegen nicht für Licht durchlässig war, fast gar nicht keimten. Die weiteren Einzelheiten des Versuches sind in der folgenden Tabelle enthalten.

Tabelle 5.

Versuch über die Einwirkung von Licht bei nur annähernd konstanten Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.

Schalen unter doppelwandigen Glocken, deren Wandung a) mit destilliertem Wasser, b) mit Schwefelkohlenstoff + Jod, c) mit Schwefelkohlenstoff und d) mit Luft gefüllt war.

Aufstellung der Glocken in einem Gewächshaus, dessen Temperaturen zwischen ca. 18° und 22° schwankten. Direktes Sonnenlicht konnte die Schalen nicht treffen.

Versuchsbeginn: 9. II. 12, Versuchsschluß: 23. III. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Art der Füllung der Doppelglocken	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
3075, 1 a—c	3 × 100	destilliertes Wasser . . .	89, 87, 81	85,7	15	30,39
2 a—c	„	Schwefelkohlenstoff + Jod	2, 0, 0	0,7	41	42,00
3 a—c	„	Schwefelkohlenstoff . .	88, 76, 82	82,0	15	30,17
4 a—c	„	Luft	86, 87, 93	88,7	10	25,68

— Die Versuche Lehmanns über die Lichtkeimung von *Ranunculus sceleratus* mußten im obigen etwas ausführlicher besprochen werden, um Mißverständnissen vorzubeugen, insbesondere um darzulegen, daß die ohne Berücksichtigung der Temperaturschwankungen durchgeführten Versuche Lehmanns keinerlei Gegenbeweis in bezug auf die im obigen festgestellte Bedeutung des Temperaturwechsels für die Keimung von *Ranunculus sceleratus* darstellen. Gleichzeitig hebt die Gegenüberstellung der älteren Versuche Lehmanns mit den hier erhaltenen Ergebnissen das prinzipiell Neue des hier beob-

achteten Keimungstypus hervor: bei den Samen von *Ranunculus sceleratus* läßt sich der merkwürdige Fall beobachten, daß Belichtung im Keimbett weder bei höheren noch bei niederen Temperaturen keimungsauslösend wirkt, sondern nur dann, wenn gleichzeitig Temperaturschwankungen zur Einwirkung auf die Samen kommen.

B. Die keimungsauslösende Wirkung der Knopschen Nährlösung.

In gleichem Maße wie in den oben besprochenen Versuchen über die Lichtkeimung von *Ranunculus sceleratus* tritt uns die Notwendigkeit einer entsprechenden Berücksichtigung der Temperaturverhältnisse, insbesondere der Temperaturschwankungen auch in denjenigen Versuchen entgegen, in denen die Samen nicht auf destilliertem Wasser, sondern auf Nährlösung ausgelegt waren. Das ist auch der Grund, weshalb im obigen eine Darlegung der allgemeinen Keimungsbedingungen von *Ranunculus sceleratus* vorausgeschickt werden mußte.

Lehmann[1]) hatte, wie bereits oben erwähnt, im Jahre 1909 den außerordentlich interessanten Nachweis erbracht, daß Knopsche Nährlösung die Keimung der Samen von *Ranunculus sceleratus* in hohem Maße fördert und die unter gleichen Bedingungen des Lichtes bedürfenden Samen auch in Dunkelheit zur Keimung schreiten läßt. Lehmann nennt daher die Verwendung der Knopschen Nährlösung einen „wirklichen Ersatz des Lichtes“.

Die Nachprüfung der Lehmannschen Angaben bestätigte ihre prinzipielle Richtigkeit in bezug auf die keimungsauslösende Wirkung der Knopschen Nährlösung; sie ergab jedoch gleichzeitig wiederum, daß die Keimungsbedingungen nicht so einfache sind, wie Lehmann annimmt, und daß insbesondere die Angaben dieses Autors über Zusammenwirken von Temperatur und Nährlösung einer Korrektur zu unterziehen sind.

Ich beginne im folgenden mit der Wiedergabe einiger Versuchsreihen, in denen die Samen verschiedener Nachreife teils auf destilliertem Wasser, teils auf Erde, teils auf Nährlösung ver-

1) Lehmann, a. a. O., 1909.

Tabelle 6.

Versuche in Dunkelheit bei konstanten Temperaturen. Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser, auf Fließpapier mit Knopscher Nährlösung und auf Erde.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Beginn des Versuches	Schluß des Versuches	Konstante Temperatur °C	Art des Substrates	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt
2584, 1 a—c	3 × 100	15. IX. 11	30. X. 11	28	Fließpapier m. destill. Wasser	0, 0, 0	**0**
2 a—c	"	"	"	19	" " " "	0, 0, 0	**0**
3 a—c	"	"	"	12	" " " "	0, 0, 0	**0**
4 a, b	2 × 100	"	"	28	Erde	0, 0	**0**
5 a, b	"	"	"	19	"	0, 0	**0**
6 a, b	"	"	"	12	"	0, 0	**0**
7 a, b	"	"	"	28	Fließpapier m. starker Nährlösg.	0, 0	**0**
8 a, b	"	"	"	19	" " " "	0, 0	**0**
9 a, b	"	"	"	12	" " " "	0, 0	**0**
2824, 1 a—c	3 × 100	26. X. 11	24. II. 12	12	Fließpapier m. destill. Wasser	0, 0, 0	**0**
2 a—c	"	"	"	19	" " " "	0, 0, 0	**0**
3 a—c	"	"	"	24	" " " "	0, 0, 0	**0**
4 a—c	"	"	"	28	" " " "	0, 0, 0	**0**
2825, 1 a—c	"	"	"	12	Fließpapier m. starker Nährlösg.	0, 0, 0	**0**
2 a—c	"	"	"	19	" " " "	0, 0, 0	**0**
3 a—c	"	"	"	24	" " " "	0, 0, 1	**0,3**
4 a—c	"	"	"	28	" " " "	0, 0, 0	**0**
2942, 1 a—c	3 × 100	16. XII. 11	12. VI. 12	12	Fließp. m. schwacher Nährlösg.	0, 0, 0	**0**
2 a—c	"	"	"	19	" " " "	0, 0, 0	**0**
3 a—c	"	"	"	24	" " " "	2, 1, 0	**1**
4 a—c	"	"	"	28	" " " "	0, 1, 0	**0,3**
3149, 1 a—c	3 × 100	13. III. 12	12. VI. 12	12	Fließp. m. schwacher Nährlösg.	0, 0, 0	**0**
2 a—c	"	"	"	19	" " " "	0, 0, 0	**0**
3 a—c	"	"	"	24	" " " "	0, 0, 0	**0**
4 a—c	"	"	"	28	" " " "	0, 0, 0	**0**
3340, 1 a—c	3 × 100	13. VI. 12	29. VII. 12	28	Fließpapier m. destill. Wasser	0, 0, 0	**0**
2 a—c	"	"	"	24	" " " "	0, 0, 3	**1**
3 a—c	"	"	"	19	" " " "	0, 0, 0	**0**
4 a—c	"	"	"	12	" " " "	0, 0, 0	**0**
3341, 1 a, b	2 × 100	"	"	28	Fließpapier m. starker Nährlösg.	0, 0	**0**
2 a, b	"	"	"	24	" " " "	1, 4	**2,5**
3 a, b	"	"	"	19	" " " "	0, 1	**0,5**
4 a, b	"	"	"	12	" " " "	0, 0	**0**
5 a, b	"	"	"	28	Fließp. m. schwacher Nährlösg.	0, 0	**0**
6 a, b	"	"	"	19	" " " "	0, 1	**0,5**
7 a, b	"	"	"	28	Erde	0, 0	**0**
8 a, b	"	"	"	19	"	0, 0	**0**

schiedener Konzentration ausgelegt waren. Die Nährlösung war nach der bekannten Vorschrift[1]) in zwei Stammlösungen angesetzt: Lösung I 20,5 g $MgSO_4$ in 350 ccm Wasser, Lösung II 40 g $Ca(NO_3)_2$, 10 g KNO_3, 10 g KH_2PO_4 in 350 ccm Wasser. Von diesen Stammlösungen brachte ich je 20 ccm zu 960 ccm Wasser; das ergab die im folgenden als „starke Nährlösung" bezeichnete Nährlösung. 1 Teil starke Nährlösung und 3 Teile Wasser lieferte die „schwache" Nährlösung, die also nur den vierten Teil der Salze der starken Lösung enthält.

In Tabelle 6 sind Versuche zusammengestellt, in denen die auf destilliertem Wasser, auf Erde und auf Nährlösung ausgelegten Samen bei verschiedenen konstanten Temperaturen gehalten wurden. Diese Versuche genügen zu dem Nachweis, daß die Nährlösung an sich die Keimung nicht auszulösen vermag; denn die auf Nährlösung zuweilen beobachteten Keimungen sind derartig vereinzelte, daß von einer keimungsauslösenden Wirkung der Nährlösung nicht wohl gesprochen werden kann. Was das Auftreten dieser vereinzelten Keimungen anbetrifft, so sei auch noch darauf hingewiesen, daß die Samen wegen der Gefahr des Auftretens von Schimmelpilzen in regelmäßigen Zeitabständen von 7—20 Tagen auf neues Fließpapier umgelegt wurden und daß dieses Umlegen ebenso wie übrigens auch die Ablesungen selbst insoweit eine gewisse Fehlerquelle darstellen muß, als eine Beleuchtung hierbei, ebenso gewisse, wenn auch schnell vorübergehende Temperaturschwankungen unvermeidlich waren. Wenn trotzdem so gut wie keine Keimungen auf Nährlösung erfolgten, so zeigt dies, daß diese Temperaturschwankungen keine derartigen sind, daß sie die Gesetzmäßigkeit von der Wirkungslosigkeit der Knopschen Nährlösung bei den angewandten konstanten Temperaturen zu verdecken vermögen.

Ganz anders stellt sich nun die Wirkung der Nährlösung dar, wenn wir die Samen nicht mehr bei konstanten Temperaturen halten, sondern Temperaturschwankungen gesetzmäßiger Art zur Anwendung bringen. In diesem Fall macht sich in der Tat eine ganz außerordentliche keimungsauslösende Wirkung der Knopschen Nährlösung gegenüber destilliertem Wasser bemerkbar, wie die folgende Zusammenstellung (Tabelle 7a u. 7b) zeigt.

---

1) Knop, Landw. Versuchsstat., Bd. 30, 1884, S. 293.

In Tabelle 7a sind Versuche bei konstanten und bei intermittierenden Temperaturen gegenübergestellt; während die Nährlösung bei konstanten Temperaturen fast keine Keimungen bewirkt, werden bei Temperaturwechsel Keimprozente von 76 bis 88,3 % ausgelöst, und zwar in annähernd gleicher Höhe bei allen angewendeten intermittierenden Temperaturen. Andererseits wirkten nach den Feststellungen des vorigen Abschnittes auf destilliertem Wasser nur diejenigen intermittierenden Temperaturen in Dunkelheit keimungsauslösend, bei denen ein bedeutendes Temperaturintervall so einwirkt, daß die niederen Temperaturen die längere, die höheren die kürzere Zeit täglich zur Einwirkung kommen, d. h. die Behandlung 4 Std. 28° — 20 Std. 12°. Berücksichtigen wir dies, so ist also in Tabelle 7a ein äußerst starker keimungsauslösender Einfluß der Knopschen Nährlösung festzustellen.

Tabelle 7a.

Versuche in Dunkelheit bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit starker Nährlösung.

Versuchsbeginn: 24. XI. 11, Versuchsschluß: 5. I. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Temperatur bezw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		konstante Temperaturen:				
2907, 1a—c	3 × 100	12° konstant	4, 0, 1	**1,7**	16	24,80
2a—c	„	19° konstant (Versuchsschluß: 12. I. 12)	4, 2, 0	**2,0**	22	34,33
3a—c	„	28° konstant	0, 0, 0	**0**	∞	∞
		intermittierende Temperaturen:				
2908, 1a—c	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) 12°	89, 87, 89	**88,3**	9	17,19
2a—c	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) 28°	75, 76, 77	**76,0**	10	22,74
3a—c	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) 19°	83, 88, 83	**84,7**	8	17,77
4a—c	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) 28°	79, 71, 90	**80,0**	12	24,23

Tabelle 7 b.

Versuche in Dunkelheit bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser und auf Fließpapier mit Nährlösung.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Beginn des Versuches	Schluß des Versuches	Substrat und Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittliche Keimgeschwindigk. Tage
				Fließpapier mit destilliertem Wasser				
2922, 1a—c	3 × 100	7. XII. 11	18. I. 12	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) 12°	45, 59, 47	**50,3**	10	17,62
2a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 12°, 20 " (2 N.—10 V.) 28°	1, 1, 1	**1,0**	19	24,00
3a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 28°, 20 " (2 N.—10 V.) 19°	3, 2, 6	**3,7**	12	21,64
4a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 19°, 20 " (2 N.—10 V.) 28°	2, 0, 0	**0,7**	39	40,50
				Fließpapier mit schwacher Nährlösung				
2936, 1a—c	3 × 100	7. XII. 11	18. I. 12	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) 12°	89, 86, 84	**86,3**	10	16,37
2a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 12°, 20 " (2 N.—10 V.) 28°	47, 23, 37	**35,7**	13	34,25
3a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 28°, 20 " (2 N.—10 V.) 19°	35, 42, 45	**40,7**	8	26,27
4a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 19°, 20 " (2 N.—10 V.) 28°	56, 49, 60	**55,0**	13	37,34
				Fließpapier mit starker Nährlösung				
2943, 1a—c	3 × 100	7. XII. 11	18. I. 12	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) 12°	79, 83, 82	**81,3**	9	17,90
2a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 12°, 20 " (2 N.—10 V.) 28°	79, 75, 85	**79,7**	10	19,23
3a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 28°, 20 " (2 N.—10 V.) 19°	78, 82, 80	**80,0**	8	17,45
4a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 19°, 20 " (2 N.—10 V.) 28°	79, 74, 71	**74,7**	15	24,90
				Fließpapier mit destilliertem Wasser				
3060, 3a—c	3 × 100	9. I. 12	29. II. 12	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) 5/6°	39, 45, 40	**41,3**	20	33,22
4a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 5/6°, 20 " (2 N.—10 V.) 19°	0, 0, 1	**0,3**	42	42,00
1a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 19°, 20 " (2 N.—10 V.) 12°	6, 6, 2	**4,7**	16	29,58
2a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 12°, 20 " (2 N.—10 V.) 19°	1, 0, 0	**0,3**	47	47,00
				Fließpapier mit schwacher Nährlösung				
3061, 3a—c	3 × 100	9. I. 12	29. II. 12	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) 5/6°	70, 70, 72	**70,7**	15	29,83
4a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 5/6°, 20 " (2 N.—10 V.) 19°	7, 9, 5	**7,0**	14	33,90
1a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 19°, 20 " (2 N.—10 V.) 12°	59, 59, 53	**57,0**	10	25,68
2a—c	"	"	"	" 4 " (10 V.—2 N.) 12°, 20 " (2 N.—10 V.) 19°	30, 18, 13	**20,3**	12	24,15

Um einen unmittelbaren Vergleich der keimungsfördernden Wirkung der Nährlösung gegenüber destilliertem Wasser zu ermöglichen, sind in Tabelle 7b die Parallelversuche mit destilliertem Wasser mit aufgenommen worden. Die Tabelle zeigt gleichzeitig, daß das Keimungsergebnis auch von der Konzentration der verwendeten Nährlösung abhängt. Während bei starker Nährlösung die keimungsfördernde Wirkung eine derartige ist, daß der bei destilliertem Wasser so überaus deutliche Einfluß der Art der intermittierenden Behandlung in der Höhe der Keimprozente fast ganz verwischt wird, geben die Versuche mit schwacher Nährlösung ebenfalls eine deutliche, aber keine derartige Steigerung der Keimprozente bei allen zur Verwendung gekommenen intermittierenden Temperaturen; die höchsten Keimprozente werden auf schwacher Nährlösung genau wie auf destilliertem Wasser nur dann erzielt, wenn die niederen Temperaturen die längere, die höheren die kürzere Zeit einwirken. Daß die Art der intermittierenden Behandlung aber auch für den Keimungsverlauf der auf starke Nährlösung ausgelegten Samen nicht gleichgültig ist, zeigen vor allem die Daten des Keimbeginns und der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit: der schnellste Keimverlauf wird nur dann erzielt, wenn die niederen Temperaturen die längere, die höheren die kürzere Zeit täglich einwirken.

Die in Tabelle 7 zusammengestellten Versuche genügen zu dem Nachweis, daß die keimungsauslösende Wirkung Knopscher Nährlösung eine sehr deutliche ist, wenn Temperaturschwankungen zur Anwendung gebracht werden. Genau das gleiche gilt für die Verwendung von Erde als Keimbett; es ist in Tabelle 6 gezeigt, daß Erde bei konstanten Temperaturen nicht keimungsauslösend wirkt; wurden intermittierende Temperaturen angewendet, so ließen sich Steigerungen der Keimprozente gegenüber destilliertem Wasser bis zu einer Höhe erzielen, die etwa derjenigen auf schwacher Nährlösung entspricht.

Genau in der gleichen Weise, wie Belichtung im Keimbett nur dann keimungsauslösend wirkt, wenn Temperaturschwankungen, wenn auch nur relativ geringer Art zur Anwendung gebracht werden, läßt auch die Knopsche Nährlösung nur dann eine keimungsauslösende Wirkung erkennen, wenn die Samen bei intermittierenden Temperaturen gehalten werden. Die Übereinstimmung zwischen Lichtwirkung und Behandlung mit Knopscher Nährlösung ist also eine sehr weitgehende. Und wie wir die Abhängigkeit der Licht-

keimung von *Ranunculus sceleratus* von der Anwesenheit von Temperaturschwankungen entweder dahin ausdrücken könnten, daß die intermittierenden Temperaturen die Samen gegen Lichtwirkung empfindlicher machen, oder aber dahin, daß die Lichtwirkung die Samen gegen Temperaturwechsel besonders empfindlich macht, können wir auch die Keimungsverhältnisse auf Nährlösung entweder dahin charakterisieren, daß die intermittierenden Temperaturen die Samen gegen Nährlösung empfindlicher machen, oder aber daß die Nährlösung die Samen der Einwirkung der intermittierenden Temperaturen besonders zugänglich macht. Denn ein bestimmter Temperaturwechsel, der auf destilliertem Wasser kaum Keimungen auslöst (z. B. täglich 4 Std. 12° — 20 Std. 28°) bedingt bei genügend starker Nährlösung maximale Keimprozente von etwa 80 %.

Vergleichen wir die im obigen gefundene Gesetzmäßigkeit der Keimung auf Nährlösung mit den entsprechenden Untersuchungen Lehmanns, so stoßen wir hier wiederum auf wesentliche Differenzen.

Bei einem Versuch vom 10. X. 09 legte Lehmann[1]) Samen auf Nährlösung gleichzeitig „im Gewächshaus bei ca. 20° C und im Zimmer ca. 15° C“ aus. Von den ersteren keimten im Durchschnitt 88 %, von den letzteren gar keine. Auf Grund dieses Versuches sagt Lehmann: „Jedoch wirkt Knop nur bei einer Temperatur von ca. 20°, während die Samen bei ca. 15° noch nicht auskeimten.“

Die Angabe, daß Knopsche Nährlösung bei relativ niedrigen Temperaturen (ca. 15°) nicht mehr keimungsauslösend wirkt, gab mir Veranlassung zu dem folgenden in Tabelle 8 (S. 288) wiedergegebenen kleinen Versuch, in dem Temperaturen von 12° einerseits und 5—6° andererseits zur Verwendung kamen.

Die Ergebnisse zeigen, daß von einer Nichtwirksamkeit der Knopschen Nährlösung bei tiefen Temperaturen nicht wohl die Rede sein kann. Gleichzeitig zeigt die in Tabelle 8 wiedergegebene Versuchsreihe von neuem, daß die Nährlösung auch bei tiefen Temperaturen nur dann keimungsauslösend wirkt, wenn Temperaturschwankungen zur Anwendung kommen. Wenn daher Lehmann in seinem Versuch bei „ca. 15°“ keine, bei „ca. 20°“ dagegen nennenswerte Keimungen bei Verwendung Knopscher Nährlösung beobachtet hat, so erklärt sich dies vielleicht in einfachster Weise so, daß die Temperaturen von „ca. 15°“ geringere Schwankungen

1) Lehmann, a. a. O., 1909, S. 482.

aufwiesen als diejenigen von „ca. 20°". So weit ich die Verhältnisse der von Lehmann benutzten Räumlichkeiten des Kieler Institutes aus eigener Anschauung kenne, mag das sehr wohl der Fall sein. Auf jeden Fall muß festgestellt werden, daß die Lehmannschen Versuche den Einfluß der vorhandenen Temperaturschwankungen nicht erkennen lassen, also in bezug auf Beziehungen zwischen Temperatur und Wirkung Knopscher Nährlösung kaum Schlüsse gestatten.

Tabelle 8.

Versuche in Dunkelheit bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit starker Nährlösung bezw. mit destilliertem Wasser.

Versuchsbeginn: 2. V. 12, Versuchsschluß: 28. VI. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Temperatur bezw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		Samen auf Nährlösung:				
3290, 1a—c	3 × 100	konstante Temperatur von 12°	0, 0, 0	0	∞	∞
2a—c	„	„ „ „ 5/6°	0, 0, 0	0	∞	∞
3a—c	„	tägl. 6 Std. (9 V.—3 N.) bei 12°, 18 Std. (3 N.—9 V.) bei 5/6°	55, 48, 47	50,3	18	39,05
		Samen auf dest. Wasser:				
4a—c	3 × 100	tägl. 6 Std. (9 V.—3 N.) bei 12°, 18 Std. (3 N.—9 V.) bei 5/6°	3, 0, 2	1,7	31	41,00

Wie sehr auch geringe Temperaturschwankungen, die leicht übersehen werden können, das Keimungsergebnis zu beeinflussen imstande sind, möge noch die folgende als Tabelle 9 bezeichnete Versuchsreihe zeigen.

Die hier vorhandenen Temperaturschwankungen von nur 4° beeinflussen das Keimungsergebnis bereits in außerordentlichem Maße. Mit derartigen Temperaturschwankungen aber müssen wir wenigstens in einem Teil der Lehmannschen Versuche unbedingt rechnen.

Tabelle 9.

Versuche in Dunkelheit bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser bezw. mit starker Nährlösung.

Versuchsbeginn: 2. V. 12, Versuchsschluß: 12. VI. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Temperatur bezw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		auf destilliertem Wasser				
3291, 1 a, b	2 × 100	konstante Temperatur von 24°	0, 0	0	∞	∞
2 a, b	"	" " " 28°	0, 1	0,5	18	18,00
3 a, b	"	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) bei 24°	0, 0	0	∞	∞
		auf starker Nährlösung				
4 a, b	2 × 100	konstante Temperatur von 24°	0, 0	0	∞	∞
5 a, b	"	" " " 28°	0, 3	1,5	15	19,00
6 a, b	"	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) bei 24°	71, 58	64,5	9	18,54

Hatte Lehmann 1909 festgestellt, daß die auf Nährlösung ausgelegten Samen wohl bei ca. 20°, dagegen nicht bei ca. 15° zur Keimung schreiten, so macht der gleiche Autor in einer späteren Mitteilung[1]) die weitere Angabe, „daß die Temperatur im Verein mit Knopscher Nährlösung bei 30° auch im Dunkeln Keimungen von *Ranunculus sceleratus* hervorrufen konnte, während das bei 20° auch unter diesen Umständen nicht möglich ist“.

Von dem gleichen Autor[2]) stammt nun noch eine Versuchsreihe aus dem Jahr 1911, die ebenfalls den Zusammenhang zwischen Temperatur und Wirkung Knopscher Nährlösung zum Gegenstand hat und deren Ergebnis zu den oben erwähnten Angaben Lehmanns in einem weiteren nicht minder bedeutendem Widerspruch steht.

1) Lehmann, a. a. O., 1912, S. 488.

2) E. Lehmann, Temperatur und Temperaturwechsel in ihrer Wirkung auf die Keimung lichtempfindlicher Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXIX, 1911, S. 584.

Als Tabelle 5 veröffentlicht Lehmann eine Versuchsreihe vom 29. IX. 11, deren in Dunkelheit durchgeführte Versuche im folgenden zusammengestellt sind. Es keimten in Dunkelheit:

im „Laboratorium"	auf Wasser	. .	0 %,
„ „	„ Knop	. .	1 %,
in der „Vermehrung"	auf Wasser	.	0 %,
„ „ „	„ Knop	.	1,5 %.

„Laboratorium" bedeutet die niedrigere, „Vermehrung" die höhere Temperatur. Genaue Temperaturangaben fehlen leider; soweit sich aus einer früheren Stelle ersehen läßt, schwankte die Laboratoriumstemperatur „am Vormittage zwischen 13° und 18°, ging aber natürlich in der Nacht noch weiter herunter"; die Versuche in der Vermehrung fanden in „einem sehr warmen, möglichst gleichmäßig geheizten Gewächshaus" statt. „Die Temperatur schwankte darin nach Angabe des Inspektors zwischen 18° und 26° im Schatten. Ich maß am Vormittag an mehreren Tagen Temperaturen zwischen 22° und 28°, in der Sonne aber häufig bis 36°. Ich hatte meine Versuchsbehälter in den Schatten gebracht".

Wir haben also folgendes: 1909 die Feststellung, daß *Ranunculus sceleratus* bei ca. 20° auf Knop keimt, bei ca. 15° nicht; 1911, daß wesentliche Keimungen weder bei unter 20° („Laboratorium") noch bei über 20° („Vermehrung") erfolgen; und 1912 schließlich, daß Keimungen wohl bei 30°, dagegen nicht bei 20° eintraten. Es liegen hier also sichtlich Widersprüche vor. Wenn ich die Lehmannschen Versuche auf Grund meiner eigenen Versuchsergebnisse beurteilen soll, so scheint es mir, daß unkontrollierbare und von Lehmann nicht berücksichtigte Temperaturschwankungen des Rätsels Lösung enthalten, wenn auch die mitgeteilten Versuchsdaten eine volle Aufklärung nicht zu geben vermögen. Auf jeden Fall lassen die von Lehmann gemachten Angaben die Frage nach der Bedeutung der Temperaturverhältnisse für die Keimung von *Ranunculus sceleratus* durchaus offen erscheinen.

Die im obigen mitgeteilten Versuche erstrecken sich auf die Feststellung der Lichtwirkung bezw. Wirkung Knopscher Nährlösung auf den Keimungsverlauf. Wir hatten gesehen, daß jeder Faktor für sich unter bestimmten Temperaturschwankungen keimungsauslösend wirken kann.

Es liegt nun nahe, Lichtwirkung und Knopsche Nährlösung zu kombinieren und gleichzeitig zur Anwendung zu bringen. Leh-

mann[1]) teilt eine entsprechende Versuchsreihe aus dem Jahre 1911 mit, die ihn zu folgenden Ergebnissen führten. Es keimten im Licht:

im „Laboratorium" auf Wasser . .	34	bezw.	39 %,
„ „ „ Knop . .	95	„	98 %,
in der „Vermehrung" auf Wasser .	39	„	64 %,
„ „ „ „ Knop .	57	„	43 %.

„Laboratorium" bedeutet wieder die niedrigere, „Vermehrung" die höhere Temperatur (vergl. oben). Ein Vergleich mit den weiter oben erwähnten entsprechenden Versuchen in Dunkelheit ergibt, daß Lichtwirkung und keimungsauslösende Wirkung der Nährlösung sich bei der niedrigen Temperatur addieren. Die Versuche bei höherer Temperatur lassen dies jedoch nicht erkennen. Das Verhalten der Samen auf Nährlösung könnte hier zwar den Anschein erwecken, daß höhere Temperaturen weniger günstig wirken; die Keimung auf destilliertem Wasser zeigt jedoch das Gegenteil. Welche Rolle Temperaturschwankungen in dem vorstehenden Versuch gespielt haben, läßt sich nicht mehr ersehen; eine Deutung des Versuches ist daher kaum möglich.

Im folgenden gebe ich nun einige Versuche wieder, in denen Lichtwirkung und Knopsche Nährlösung unter gleichzeitiger voller Berücksichtigung der Temperaturverhältnisse kombiniert wurden. Und zwar enthalten die Tabellen 10a und 10b (S. 292, 293) sowohl Versuche bei konstanten wie bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.

Betrachten wir zunächst die Versuche bei intermittierenden Temperaturen und wählen als Beispiel die in Tabelle 10a (S. 292) enthaltenen Versuchsreihen 2935 und 2936. Die beiden gleichzeitig angesetzten Parallelversuche auf destilliertem Wasser, Nr. 2922 und 2934 sind bereits weiter oben in Tabelle 3b wiedergegeben und sollen zum Vergleich nochmals herangezogen werden. Wir erhalten dann in besonderer Zusammenstellung folgende Übersicht der durchschnittlichen Keimprozente bei den verschiedenen Versuchsanstellungen:

Keimprozente bei intermittierender Behandlung:

	4 Std. 28° 20 Std. 12°	4 Std. 12° 20 Std. 28°	4 Std. 28° 20 Std. 19°	4 Std. 19° 20 Std. 28°
Dunkelheit + dest. Wasser . .	50,3	1,0	3,7	0,7
Tageslicht + dest. Wasser . .	87,0	31,5	60,5	28,0
Dunkelheit + Nährlösung .	86,3	35,7	40,7	55,0
Tageslicht + Nährlösung . .	86,5	81,5	84,0	86,0

1) Lehmann, a. a. O., 1911, S. 584.

Tabelle 10a.

Versuche in Licht und Dunkelheit bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit schwacher Nährlösung. (Parallelversuch mit destilliertem Wasser siehe Tabelle 3b). Beginn des Versuches: 7. XII. 11. Schluß der Versuchsreihe 2921: 26. I. 12, Schluß der Versuchsreihen 2935 und 2936: 18. I. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Belichtung, Temperatur bezw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		konstante Temperaturen:				
2921, 1a—c	3 × 100	in Dunkelheit, konst. Temp. von 12°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
2a—c	"	" " " " " 19°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3a—c	"	" " " " " 24°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
4a—c	"	" " " " " 28°	0, 0, 0	**0**	∞	∞
5a—c	"	in Tageslicht, konst. Temp. von 19°	65, 52, 55	**57,3**	15	36,86
6a, b	2 × 100	" " " " " 28°	46, 54	**50,0**	18	31,72
		intermittierende Temperaturen:				
2936, 1a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 12°	89, 86, 84	**86,3**	10	16,37
2935, 1a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Tageslicht 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 12°	91, 82	**86,5**	8	14,73
2936, 2a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 28°	47, 23, 37	**35,7**	13	34,25
2935, 2a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 28°	80, 83	**81,5**	6	21,99
2936, 3a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 19°	35, 42, 45	**40,7**	8	26,27
2935, 3a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Tageslicht 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 19°	89, 79	**84,0**	7	16,15
2936, 4a—c	3 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 28°	56, 49, 60	**55,0**	13	37,34
2935, 4a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 28°	89, 83	**86,0**	9	22,31

Anmerkung: In bezug auf die Belichtung der Samen vergl. das zu Tabelle 3a und 3b Gesagte.

Tabelle 10b.

Versuche mit regelmäßig intermittierenden Temperaturen bei gleichzeitiger Belichtung im Keimbett.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser und auf Fließpapier mit schwacher Nährlösung.

(Parallelversuche in Dunkelheit siehe Nr. 3060 und 3061 in Tabelle 7b.)

Versuchsbeginn: 9. I. 12, Versuchsschluß: 29. II. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Substrat und Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		Fließpapier mit destilliertem Wasser:				
3062, 3a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Tageslicht 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 5/6°	78, 80	79,0	16	27,36
4a, b	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 5/6°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 19°	8, 6	7,0	10	26,08
1a, b	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Tageslicht 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 12°	66, 64	65,0	10	20,44
2a, b	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 19°	21, 25	23,0	9	23,12
		Fließpapier mit schwacher Nährlösung:				
3063, 3a, b	2 × 100	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Tageslicht 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 5/6°	79, 71	75,0	15	26,07
4a, b	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 5/6°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 19°	68, 70	69,0	9	26,03
1a, b	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Tageslicht 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel 12°	84, 88	86,0	11	19,50
2a, b	„	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Tageslicht 19°	84, 75	79,5	8	22,76

Bei der intermittierenden Behandlung täglich 4 Std. 28° — 20 Std. 12° genügt also sowohl die angewandte Belichtung im Keimbett, wie die angewandte Nährlösung, um jede für sich die maximalen Keimprozente auszulösen.

Bei den übrigen intermittierenden Behandlungsweisen, die in Dunkelheit auf destilliertem Wasser fast gar keine Keimungen geben, erzielt sowohl die Behandlung der Samen mit Tageslicht, wie das Auslegen der Samen auf Nährlösung jede für sich eine deutliche

Steigerung der Keimprozente gegenüber Keimung auf destilliertem Wasser + Dunkelheit; die vollen Keimprozente werden jedoch hier erst dann ausgelöst, wenn Tageslicht und Nährlösung zusammen zur Einwirkung gebracht werden. Tageslicht und Nährlösung wirken also in dem gleichen Sinne und addieren sich in ihren Wirkungen.

Genau das gleiche tritt uns bei einem Vergleich der in Tabelle 10b dargestellten Versuchsreihen mit den Ergebnissen der gleichzeitig angestellten und in Tabelle 7b bereits früher mitgeteilten Versuche 3060 und 3061 entgegen. Und wenn wir im Hinblick auf die Abhängigkeit der Keimungsergebnisse von der Anwesenheit von Temperaturschwankungen weiter oben das Ergebnis der Einwirkung des Lichtes bezw. der Nährlösung dahin ausdrücken konnten, daß jeder dieser Faktoren die Samen von *Ranunculus sceleratus* gegenüber Temperaturschwankungen empfindlicher macht, so können wir jetzt weiter sagen, daß eine kombinierte Anwendung von Tageslicht und Nährlösung die Empfindlichkeit der Samen gegenüber Temperaturschwankungen potenziert.

Diese Feststellung muß vielleicht herangezogen werden, um das Verhalten der Samen auf Nährlösung im belichteten Keimbett bei konstanten Temperaturen richtig zu verstehen. Tabelle 10a enthält bereits Versuche dieser Art, deren Parallelversuche auf destilliertem Wasser früher in Tabelle 3b, Versuchs-Nr. 2920, mitgeteilt sind; einige weitere Versuche sind im folgenden, in Tabelle 11, zusammengestellt (S. 295).

Es war bereits früher festgestellt, daß Nährlösung allein bei konstanten Temperaturen nicht keimungsauslösend wirkt: es war weiter festgestellt, daß auch Tageslicht allein bei konstanten Temperaturen keine Keimungen bewirkt. Werden nun aber, wie in Tabelle 10a und 11 Nährlösung und Tageslicht kombiniert, so erfolgen Keimungen auch bei konstanter Temperatur. Diese Keimungen sind ja nicht derartig hohe, wie bei Anwendung von Temperaturwechsel, auch ist der Keimungsverlauf, wie ein Vergleich der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit zeigt, ein ungleich langsamerer. Jedoch bleibt die Tatsache bestehen, daß Keimungen bei konstanten Temperaturen dann eintreten, wenn die auf Nährlösung ausgelegten Samen der Einwirkung des Tageslichtes ausgesetzt werden.

Wir hätten hier also eine Ausnahme von der bisher beobachteten Regel, daß Temperaturschwankungen irgendwelcher Art

Tabelle 11.

Versuche in Licht (diffuses Tageslicht) und in Dunkelheit bei konstanter Temperatur von 19° bezw. 28°.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser bezw. mit Nährlösung.
Nr. 3064 u. 3065: Versuchsbeginn: 9. I. 12, Versuchsschl.: 29. II. 12.
Nr. 3055 u. 3056: „ 24. I. 12, „ 6. III. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Belichtung und Art des Substrates	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		in Dunkelheit bei 19°				
3064, 1 a—c	3 × 100	auf destilliertem Wasser	0, 0, 0	**0**	∞	∞
2 a—c	„	auf schwacher Nährlösung	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3 a—c	„	auf starker Nährlösung	0, 3, 1	**1,3**	21	28,00
		in Tageslicht bei 19°				
3065, 1 a—c	3 × 100	auf destilliertem Wasser	0, 0, 2	**0,7**	12	14,50
2 a—c	„	auf schwacher Nährlösung	35, 44, 30	**36,3**	10	31,02
3 a—c	„	auf starker Nährlösung	65, 67, 71	**67,7**	9	35,48
		in Dunkelheit bei 28°				
3056, 1 a—c	3 × 100	auf destilliertem Wasser	0, 0, 0	**0**	∞	∞
2 a—c	„	auf schwacher Nährlösung	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3 a—c	„	auf starker Nährlösung	1, 0, 0	**0,3**	27	27,00
		in Tageslicht bei 28°				
3055, 1 a—c	3 × 100	auf destilliertem Wasser	1, 0, 0	**0,3**	16	16,00
2 a—c	„	auf schwacher Nährlösung	11, 9, 10	**10,0**	12	20,27
3 a—c	„	auf starker Nährlösung	47, 43, 63	**51,0**	15	24,29

bei *Ranunculus sceleratus* einwirken müssen, um Keimungen auszulösen. Diese Ausnahme ist jedoch vielleicht nur eine scheinbare; denn es muß daran erinnert werden, daß, wie ich in der Einleitung auseinandersetzte, die konstanten Temperaturen nicht absolut konstante sind, sondern immerhin noch gewisse, wenn auch sehr geringe und mit den mir zur Verfügung stehenden technischen Hilfsmitteln nicht vermeidbare Temperaturschwankungen aufwiesen. Diese Temperaturschwankungen betragen nur wenige Zehntel Grad, auf jeden Fall weniger als $\pm \frac{1}{2}^0$, sind jedoch in diesem Umfang vorhanden.

Da nun die Ergebnisse der weiter oben angeführten Versuche mit intermittierenden Temperaturen dahin ausgedrückt werden konnten, daß die kombinierte Anwendung von Tageslicht und Nährlösung die Empfindlichkeit der Samen gegenüber Temperaturschwankungen potenziert, so besteht die Möglichkeit, daß die Samen von *Ranunculus sceleratus* deswegen bei gleichzeitiger Einwirkung von Nährlösung und Licht auch bei den von mir verwendeten konstanten Temperaturen keimten, weil diese konstanten Temperaturen immerhin noch gewisse, wenn auch äußerst geringe Temperaturschwankungen aufwiesen, also wie ganz schwach intermittierende Temperaturen wirkten. Auch besteht die Möglichkeit, daß die bei den Ablesungen nicht immer vermeidbaren, wenn auch schnell vorübergehenden Temperaturschwankungen ebenfalls einen gewissen Einfluß ausübten.

Die Beobachtung, daß die Samen von *Ranunculus sceleratus* auf Nährlösung bei gleichzeitiger Belichtung auch bei fast ganz konstanten Temperaturen keimten, braucht also keine Ausnahme von der bisher beobachteten Bedeutung der keimungsauslösenden Wirkung des Temperaturwechsels darzustellen. Andererseits ist natürlich auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß auch bei absolut konstanten Temperaturen unter den angegebenen Bedingungen Keimungen auftreten, indem Licht und Nährlösung, jede für sich bei konstanten Temperaturen nicht keimungsauslösend, dies bei einem Zusammenwirken tun. Wie schwer im übrigen absolut konstante Temperaturen zu erzielen sind, haben erst unlängst die Untersuchungen von A. H. Blaauw[1]) gezeigt; derartig vollkommene Hilfsmittel standen mir nicht zur Verfügung.

Jedoch möchte ich noch auf meine Versuche in dem elektrischen Lichtapparat verweisen, in dem konstant brennendes Osramlicht zur Einwirkung auf die Samen gelangte. Infolge des großen, als Wärmereservoir dienenden Wasserbehälters, der konstanten Heizung und der starken, Wärmeverluste herabsetzenden Holzbekleidung traten hier nur ganz minimale Wärmeschwankungen auf, die in dem folgenden Versuch 0,2° nicht überstiegen. Hier ließ in der Tat, wie die folgende Tabelle zeigt, eine Kombination von Licht und Nährlösung Keimungen nicht eintreten.

---

1) A. H. Blaauw, Licht und Wachstum, I. Zeitschr. f. Bot., VI, 1914, S. 641.

Tabelle 12.

Versuche in Licht (Osramlicht) und Dunkelheit bei konstanten und bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.
Samen auf Fließpapier mit schwacher Nährlösung.
(Parallelversuch auf destilliertem Wasser siehe Tabelle 4.)
Lichtquelle: ununterbrochen brennendes Osramlicht von 600 NK in ca. 40 cm Entfernung von den Schalen.
Versuchsbeginn: 25. I. 12, Versuchsschluß: 26. II. 12.

Versuchs-Nr.	Zahl der Samen	Belichtung, Temperatur bezw. Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
		konstante Temperaturen:				
3051, 4a—c	3 × 100	in Dunkelheit, konstante Temperatur von 26° . .	0, 0, 0	**0**	∞	∞
3a—c	„	in Osramlicht, konstante Temperatur von 26° . .	0, 0, 0	**0**	∞	∞
		intermittierende Temperaturen:				
3054, 2a—c	3 × 100	täglich 4 Std. Dunkel 26°, 20 Std. Dunkel 12°. . .	85, 79, 81	**81,7**	10	15,73
3053, 2a, b	2 × 100	täglich 4 Std. Osramlicht 26°, 20 Stunden Dunkel 12°	83, 79	**81,0**	9	14,13
3054, 4a—c	3 × 100	täglich 4 Std. Dunkel 12°, 20 Std. Dunkel 26° . .	24, 15, 12	**17,0**	13	21,00
3053, 4a, b	2 × 100	täglich 4 Std. Dunkel 12°, 20 Std. Osramlicht 26°	86, 79	**82,5**	6	15,83

Anmerkung: „täglich 4 Std." entsprechen regelmäßig der Zeit von 10 Vorm. bis 2 Nachm., „20 Std." der Zeit von 2 Nachm. bis 10 Vorm. des nächsten Tages.

Bei dem vorstehenden Ergebnis muß selbstverständlich auch berücksichtigt werden, daß die verwendete Lichtquelle eine andere war als Tageslicht, insbesondere dauernd einwirkte. Andererseits aber hatten bereits die weiter oben in Tabelle 4 zusammengestellten Versuche ergeben, daß Osramlicht von 600 NK ganz wesentliche Keimungen von *Ranunculus sceleratus* auslöst, wenn Temperaturschwankungen zur Einwirkung gelangten. Es fand sich das auch, wie die Höhe der Keimprozente und die durchschnittlichen Keim-

geschwindigkeiten zeigen, in Versuch 12 bestätigt. Die Lichtquelle läßt sich also nicht als wirkungslos bezeichnen. Wenn daher bei konstanten Temperaturen trotz Belichtung und Nährlösung Keimungen nicht erfolgten, so spricht das vielleicht in dem Sinne, daß die hier herrschenden ziemlich absolut konstanten Temperaturen das Eintreten von Keimungen verhinderten. Bestimmtes läßt sich natürlich erst dann sagen, wenn Versuche mit wirklich absolut konstanten Temperaturen zur Durchführung kommen.

C. Das keimungsauslösende Moment der Knopschen Nährlösung.

Nachdem im vorigen eine Darlegung der allgemeinen Keimungsverhältnisse von *Ranunculus sceleratus* sowie der Abhängigkeit der Keimung von der Knopschen Nährlösung als Keimungsmedium gegeben ist, können wir im folgenden dei Frage näher treten, in welcher Weise die Knopsche Nährlösung wirkt, und welche Komponenten derselben als keimungsauslösende Faktoren in Betracht kommen.

Die experimentelle Beantwortung dieser Frage stößt auf keinerlei Schwierigkeiten, wenn wir die im obigen klargelegten Keimungsbedingungen von *Ranunculus sceleratus* berücksichtigen. Da nach den Ausführungen des vorigen Abschnittes die Nährlösung bei konstanten Temperaturen in Dunkelheit eine keimungsauslösende Wirkung nicht hat, so muß es zwecklos erscheinen, Samen von *Ranunculus sceleratus* auf den einzelnen, die Nährlösung zusammensetzenden Salzen unter diesen Bedingungen, d. h. bei konstanter Temperatur in Dunkelheit zur Keimung auszulegen. In der Tat zeigte es sich, daß die Samen weder auf $MgSO_4$, noch auf KNO_3 noch auf den anderen Salzen zur Keimung schreiten, wenn die Temperaturen konstante sind, und Licht nicht zur Einwirkung gelangt.

Da die Nährlösung ihre keimungsfördernde Wirkung nur dann zur Geltung kommen läßt, wenn entweder gleichzeitig Temperaturschwankungen zur Anwendung gebracht werden, oder aber wenn mangels nennenswerter Temperaturschwankungen, d. h. bei konstanter Temperatur Nährlösung und Lichtwirkung kombiniert werden, so haben wir genau entsprechend die Möglichkeit, die Wirkung der verschiedenen, die Nährlösung zusammensetzenden Komponenten entweder in Dunkelheit bei intermittierenden Temperaturen, oder aber in Tageslicht bei konstanter Temperatur zu untersuchen. Da es nun technisch ungleich einfacher ist, in Dunkelheit regelmäßig

intermittierende Temperaturen innezuhalten, als Samen im Keimbett bei konstanten Temperaturen gleichmäßig zu belichten, so ist die geeignete Anwendung intermittierender Temperaturen im dunkeln Keimbett die gegebene Versuchsanstellung zur Untersuchung der Frage, welche Komponenten der Knopschen Nährlösung keimungsauslösend wirken.

Dementsprechend wurden die auf den verschiedenen Salzlösungen ausgelegten Samen in jedem Versuch in der folgenden Weise mit intermittierenden Temperaturen behandelt:

Serie I: täglich 4 Stunden (10 Vorm.—2 Nachm.) bei 28°, 20 Stunden (2 Nachm.—10 Vorm.) bei 12°.
Serie II: täglich 4 Stunden (10 Vorm.—2 Nachm.) bei 12°, 20 Stunden (2 Nachm.—10 Vorm.) bei 28°.
Serie III: täglich 4 Stunden (10 Vorm.—2 Nachm.) bei 28°, 20 Stunden (2 Nachm.—10 Vorm.) bei 19°.
Serie IV: täglich 4 Stunden (10 Vorm.—2 Nachm.) bei 19°, 20 Stunden (2 Nachm.—10 Vorm.) bei 28°.

Die ersten Versuche, in denen in der angegebenen Weise nicht nur die volle Nährlösung, sondern auch ihre einzelnen Komponenten auf Wirksamkeit untersucht wurden, fallen in den Februar 1912; und zwar war die Versuchsanstellung so gewählt, daß die einzelnen Salze genau in der gleichen Konzentration einwirkten, in der sie in der „starken" Nährlösung vorhanden waren. Der Versuch (Versuchsnummer 3070 und 3071) mußte wegen eines am 19. Versuchstage untergelaufenen Fehlers in der Art der intermittierenden Behandlung mit diesem Tage abgebrochen werden, läßt jedoch bereits erkennen, daß nennenswerte Unterschiede zwischen der Wirkung der einzelnen Salze vorliegen.

Und zwar ergaben sich bis zum 19. Versuchstage folgende Keimprozente:

Keimprozente bei intermittierender Behandlung.

Medium	I.		II.		III.		IV.	
	1a:	1b:	2a:	2b:	3a:	3b:	4a:	4b:
starke Nährlösung	58%	51%	50%	43%	54%	39%	8%	7%
0,117% $MgSO_4$	34%	21%	0%	0%	0%	1%	0%	1%
0,057% KH_2PO_4	29%	27%	2%	1%	0%	3%	0%	0%
0,229% $Ca(NO_3)_2$	60%	48%	49%	39%	45%	52%	3%	14%
0,057% KNO_3	51%	55%	19%	33%	28%	33%	5%	4%
destilliertes Wasser	30%	23%	0%	2%	1%	2%	0%	0%

Bereits dieser erste Versuch zeigte in zweifelsfreier Weise, daß die einzelnen, die Nährlösung zusammensetzenden Salze eine sehr verschiedene Wirkung ausüben; und zwar erwiesen sich nur die beiden N-Salze keimungsauslösend. Die Tatsache, daß $Ca(NO_3)_2$ annähernd die gleichen Keimprozente hervortreten ließ wie die ganze Nährlösung, gab einen wichtigen Hinweis in dem Sinne, daß die keimungsauslösende Wirkung der Nährlösung nicht der Nährlösung als solcher, sondern nur der Anwesenheit ganz bestimmter Salze zuzuschreiben ist.

Bei den weiteren Versuchen wurden, um die Wirksamkeit der einzelnen Stoffe in Abhängigkeit von ihrer Konzentration besser beurteilen zu können, Molekularlösungen verschiedener Stärke verwendet. Da die Vorversuche eine keimungsauslösende Wirkung nur bei den angewendeten Nitraten hatten erkennen lassen, so wurden in erster Linie N-haltige Stoffe zur Untersuchung herangezogen.

Die Ergebnisse einer größeren, Anfang Juni 1912 begonnenen Versuchsreihe sind in der folgenden Tabelle 13 (S. 302 und 303) zusammengestellt. Die Versuchsdauer betrug gleichmäßig 42 Tage, die einzelnen Versuchsreihen sind also untereinander vergleichbar, wenn auch der Versuchsbeginn nicht genau derselbe ist.

Die beiden ersten Versuchsreihen 3318 und 3344 enthalten Versuche auf destilliertem Wasser; die folgende Versuchsreihe 3350 zeigt wiederum die keimungsauslösende Wirkung der Nährlösung. In allen sonstigen Versuchsreihen sind Lösungen verschiedener Stoffe, zum großen Teil auch in verschieden gewählten Konzentrationen zur Anwendung gekommen.

Eine Durchsicht der erhaltenen Keimungsergebnisse zeigt, daß die Wirkung der verschiedenen Salzlösungen bezw. Konzentrationen eine sehr verschiedenartige ist. Und zwar lassen sich folgende prinzipiell verschiedene Fälle unterscheiden:

1. Eine indifferente Wirkung: Beispiel Versuchsreihe 3321 KH_2PO_4 0,01 mol.; Keimprozente wie Keimgeschwindigkeit entsprechen durchaus der Keimung auf destilliertem Wasser.

2. Eine rein fördernde (keimungsauslösende) Wirkung: Beispiel Versuchsreihe 3320 KNO_3 0,01 mol.; Keimprozente und Keimungsverlauf sind annähernd die gleichen wie auf der stark keimungsauslösenden Nährlösung.

3. Eine rein schädigende (keimungshemmende) Wirkung: Beispiel Versuchsreihe 3348 Harnstoff 0,05 mol.; die Keimprozente zeigen eine Verschlechterung gegenüber destilliertem Wasser, die hier

so weit geht, daß überhaupt keine Keimungen eingetreten sind. In anderen Fällen, z. B. Versuchsreihe 3308 $MgSO_4$ 0,1 mol., macht sich die schädigende Wirkung nur in einer gewissen Herabdrückung der Keimprozente unter gleichzeitiger Erhöhung der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit bemerkbar.

Neben diesen einfachen Fällen gibt es noch einen komplizierteren Fall, in dem die gleiche Lösung und Konzentration zwar keimungsauslösend wirkt, gleichzeitig jedoch bereits auch eine keimungshemmende Wirkung hervortreten läßt:

4. Eine keimungsfördernde Wirkung mit gleichzeitigen Schädigungserscheinungen; ich bezeichne diese Wirkung als (fördernd). Die Schädigung ist hier sichtlich auf eine zu starke Konzentration der in stärkerer Verdünnung rein fördernd wirkenden Lösung zurückzuführen.

Vergleichen wir z. B. die Wirkung von KNO_3 0,1 mit derjenigen des gleichen Stoffes in 0,01 Mol.-Konzentration, so können wir feststellen, daß die Keimprozente bei 0,1 annähernd diejenigen von 0,01 unter den gleichen Temperaturverhältnissen erreichen. Daß jedoch bei der höheren Konzentration gleichzeitig auch bereits eine gewisse schädigende Wirkung vorliegt, zeigt in deutlicher Weise der Verlauf der Keimung, indem die durchschnittliche Keimgeschwindigkeit mit zunehmender Konzentration eine Verschlechterung erfahren hat: bei der intermittierenden Behandlung I ist sie von 19,17 auf 21,15, bei II von 19,27 auf 23,06 Tage gestiegen usw., so daß also die Samen auf 0,1 mol. KNO_3 wesentlich langsamer keimen als auf 0,01.

Hier zeigt uns also die Verlangsamung der Keimgeschwindigkeit das Vorhandensein einer gewissen Schädigung an. In anderen Fällen aber macht sich die schädigende Einwirkung nun auch bereits in einer Herabdrückung der Keimprozente selbst bemerkbar, indem der gleiche Stoff in höherer Konzentration nicht mehr so stark keimungsauslösend wirkt als in geringerer. So wirkt z. B. Ammoniumnitrat in 0,01 mol. etwa ebenso stark keimungsauslösend wie Nährlösung. Eine Steigerung der Konzentration auf 0,1 mol. bewirkt keine weitere Steigerung, sondern eine ganz wesentliche Herabsetzung der Keimprozente, bei der intermittierenden Behandlung I von 80,5 auf 22,5 %, bei II von 73,0 auf 27,5 % usw.; auch zeigt die durchschnittliche Keimgeschwindigkeit wesentliche Verschlechterungen auf und steigt bei I von 20,11 auf 28,10 Tage, bei II von 17,97 auf 32,65 Tage usw.

Tabelle 13. Versuche in Dunkelheit bei regelmäßig intermittierenden Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser, mit Nährlösung und mit Lösungen verschiedener Stoffe.

In den Versuchsreihen Nr. 3302—3318 Versuchsbeginn 2. VI. 12, Versuchsschluß 14. VII. 12,
" " " Nr. 3320—3324 " 4. VI. 12, " 16. VII. 12,
" " " Nr. 3325—3330 " 5. VI. 12, " 17. VII. 12,
" " " Nr. 3333—3339 " 8. VI. 12, " 20. VII. 12,
" " " Nr. 3344—3358 " 13. VI. 12, " 25. VII. 12.

Zahl der Samen in den Versuchsreihen 3318, 3344, 3350 für jede intermittierende Behandlung 3 Schalen à 100 Kern,
in allen übrigen Versuchsreihen " " " " 2 " à 100 " .

Versuchs-Nr.	Substrat	Molekular-Konzentration	Intermittierende Behandlung I: täglich 4 Std. 28°, 20 Std. 12°				Intermittierende Behandlung II: tägl. 4 Std. 12°, 20 Std. 28°				Intermittierende Behandlung III: tägl. 4 Std. 28°, 20 Std. 19°				Intermittierende Behandlung IV: tägl. 4 Std. 19°, 20 Std. 28°			
			Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
3318	dest. Wasser . .	—	51, 42, 44	**45,7**	10	19,32	3, 0, 3	**2,0**	17	23,75	5, 2, 2	**3,0**	12	20,10	0, 0, 4	**1,3**	25	30,25
3344	" " . .	—	65, 47, 44	**52,0**	9	19,63	1, 1, 3	**1,7**	21	28,00	6, 4, 4	**4,7**	14	22,42	5, 1, 4	**3,3**	22	31,00
3350	starke Nährlösung	—	80, 89, 81	**83,3**	9	19,25	81, 75, 78	**78,0**	10	19,33	79, 82, 88	**83,0**	8	18,02	68, 76, 71	**71,7**	16	25,19
3320	KNO_3	0,01	85, 87	**86,0**	9	19,17	69, 77	**73,0**	9	19,27	79, 76	**77,5**	8	18,65	69, 72	**70,5**	15	26,74
3303	"	0,05	83, 86	**84,5**	10	19,74	71, 87	**79,0**	11	20,33	84, 78	**81,0**	9	19,17	75, 75	**75,0**	16	26,10
3302	"	0,10	81, 80	**80,5**	10	21,15	82, 78	**80,0**	13	23,06	76, 76	**76,0**	9	20,18	68, 57	**62,5**	17	29,26
3326	$NaNO_3$	0,01	79, 83	**81,0**	9	19,94	69, 73	**71,0**	10	19,28	70, 72	**71,0**	8	17,35	63, 67	**65,0**	16	25,86
3315	"	0,05	80, 81	**80,5**	10	20,19	79, 72	**75,5**	10	20,04	81, 76	**78,5**	9	19,95	61, 64	**62,5**	18	27,07
3314	"	0,10	69, 72	**70,5**	10	21,83	74, 71	**72,5**	13	24,09	76, 72	**74,0**	9	21,01	62, 47	**54,5**	20	30,81

3324	$Mg(NO_3)_2$ . . .	0,01	79, 86	**82,5**	9	20,48	70, 78	**71,0**	10	19,25	84, 79	**81,5**	8	18,52	58, 74	**66,0**	18	26,41
3311	" . . .	0,05	85, 84	**84,5**	10	20,95	67, 73	**70,0**	9	20,26	81, 76	**78,5**	9	18,52	59, 59	**59,0**	20	27,97
3310	" . . .	0,10	71, 64	**67,5**	11	23,20	70, 63	**66,5**	15	25,37	72, 70	**71,0**	10	22,21	44, 52	**48,0**	20	31,64
3322	$Ca(NO_3)_2$ . . .	0,01	78, 84	**81,0**	9	19,78	82, 69	**75,5**	10	20,22	84, 79	**81,5**	9	17,89	68, 69	**68,5**	17	26,73
3307	" . . .	0,05	80, 90	**85,0**	10	21,75	90, 83	**86,5**	9	22,22	88, 82	**85,0**	9	20,32	65, 63	**64,0**	20	29,86
3306	" . . .	0,10	77, 72	**74,5**	12	23,09	67, 57	**62,0**	16	26,85	65, 72	**68,5**	12	22,02	19, 40	**29,5**	23	33,72
3325	$(NH_4)NO_3$ . . .	0,01	84, 77	**80,5**	9	20,11	70, 76	**73,0**	8	17,97	74, 80	**77,0**	8	18,48	74, 55	**64,5**	16	24,97
3313	" . . .	0,05	67, 74	**70,5**	12	22,54	54, 75	**64,5**	11	21,82	59, 63	**61,0**	11	20,94	36, 16	**26,0**	17	30,40
3312	" . . .	0,10	24, 21	**22,5**	19	28,10	20, 35	**27,5**	27	32,65	40, 8	**24,0**	16	29,36	10, 29	**19,5**	27	32,59
3327	Salpetersäure . .	0,01	85, 84	**84,5**	10	19,53	76, 75	**75,5**	11	19,17	87, 83	**85,0**	8	16,88	61, 53	**57,0**	17	26,50
3317	" . .	0,05	47, 59	**53,0**	12	20,90	74, 62	**68,0**	11	20,35	67, 73	**70,0**	10	17,55	56, 31	**43,5**	17	29,12
3316	" . .	0,10	8, 9	**8,5**	12	15,22	1, 2	**1,5**	13	13,67	1, 1	**1,0**	11	11,50	0, 0	**0**	∞	∞
3339	KNO_2	0,01	63, 59	**61,0**	10	18,77	58, 57	**57,5**	11	21,32	55, 49	**52,0**	9	20,81	49, 59	**54,0**	14	27,13
3338	"	0,05	7, 4	**5,5**	15	19,23	8, 17	**12,5**	13	20,84	13, 9	**11,0**	11	19,26	15, 15	**15,0**	15	25,38
3337	"	0,10	2, 0	**1,0**	15	16,50	0, 0	**0**	∞	∞	0, 2	**1,0**	15	22,50	0, 0	**0**	∞	∞
3356	$NaNO_2$	0,05	8, 12	**10,0**	12	19,43	10, 8	**9,0**	11	23,06	7, 9	**8,0**	10	19,13	6, 6	**6,0**	21	28,23
3352	$Mg(NO_2)_2$ . . .	0,05	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞
3354	$Ca(NO_2)_2$ . . .	0,05	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞
3330	NH_4Cl	0,01	77, 79	**78,0**	9	20,13	62, 71	**66,5**	9	20,94	55, 46	**50,5**	10	19,12	46, 40	**43,0**	20	28,70
3329	"	0,05	74, 76	**75,0**	11	19,84	70, 66	**68,0**	9	18,35	62, 51	**56,5**	8	19,10	54, 49	**51,5**	14	27,06
3328	"	0,10	73, 84	**78,5**	10	23,03	69, 67	**68,0**	10	20,92	63, 63	**63,0**	12	22,32	33, 45	**39,0**	14	27,38
3336	Ammoniumkarbonat	0,01	72, 68	**70,0**	10	19,33	72, 63	**67,5**	9	20,24	70, 59	**64,5**	9	23,51	66, 54	**60,0**	12	29,27
3335	"	0,05	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞
3334	"	0,10	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞
3333	Asparagin . . .	0,05	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 3	**1,5**	30	30,00
3348	Harnstoff . . .	0,05	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞
3358	Harnsäure (gesättigt)	—	60, 63	**61,5**	10	19,68	3, 4	**3,5**	20	27,43	2, 6	**4,0**	16	23,07	4, 4	**4,0**	23	31,00
3321	KH_2PO_4 . . .	0,01	45, 48	**46,5**	9	19,15	1, 1	**1,0**	17	24,50	4, 6	**5,0**	12	22,20	0, 0	**0**	∞	∞
3305	" . . .	0,05	39, 47	**43,0**	9	18,80	4, 1	**2,5**	16	24,90	5, 1	**3,0**	11	22,25	0, 0	**0**	∞	∞
3304	" . . .	0,10	40, 43	**41,5**	13	22,87	3, 2	**2,5**	16	26,00	0, 0	**0**	∞	∞	0, 0	**0**	∞	∞
3323	$MgSO_4$	0,01	51, 46	**48,5**	9	20,12	3, 1	**2,0**	25	30,00	2, 2	**2,0**	13	19,40	0, 0	**0**	∞	∞
3309	"	0,05	39, 45	**42,0**	10	21,30	3, 2	**2,5**	15	25,70	1, 3	**2,0**	16	24,00	0, 2	**1,0**	23	23,50
3308	"	0,10	26, 42	**34,0**	12	23,26	3, 1	**2,0**	17	26,00	1, 1	**1,0**	20	21,50	0, 0	**0**	∞	∞
3346	$CaCl_2$	0,05	50, 58	**54,0**	11	20,26	2, 0	**1,0**	28	28,00	6, 2	**4,0**	11	22,30	2, 0	**1,0**	31	32,50

Die Beobachtung, daß bei Ammoniumnitrat 0,1 mol. bei den intermittierenden Behandlungen II—IV noch Keimprozente von 27,5, 24,0, 19,5 auftreten, zeigt unzweifelhaft immer noch eine gewisse keimungsauslösende Wirkung gegenüber destilliertem Wasser an, wo unter diesen Temperaturverhältnissen fast gar keine Keimungen ausgelöst werden. Andererseits kann im Hinblick auf die Herabdrückung der Keimprozente und die Verlangsamung des Keimungsverlaufes gegenüber schwächeren Konzentrationen von Ammoniumnitrat an dem Vorhandensein einer Schädigung auf 0,1 mol. kein Zweifel sein. In dieser Hinsicht lassen sich die Versuche bei der intermittierenden Behandlung I in besonderer Weise heranziehen. Bei dieser treten ja Keimungen auf destilliertem Wasser ebenfalls in nennenswerter Zahl ein (45,7 bezw. 52,0 %); wenn daher $(NH_4)NO_3$ 0,1 mol. unter den gleichen Temperaturverhältnissen nur Keimungen von 22,5 % bedingt, so besagt dies das Vorhandensein einer Schädigung. Eine keimungsauslösende Wirkung gegenüber destilliertem Wasser macht sich also nur bei den übrigen intermittierenden Behandlungen bemerkbar.

Alle diese Fälle, in denen die keimungsauslösende Wirkung einer bestimmten Lösung nicht rein zutage tritt, sondern mit einer gleichzeitigen Schädigung gepaart ist, fasse ich also im folgenden als (fördernde) Wirkung zusammen. Die (fördernde) Wirkung stellt sich als ein mit steigender Konzentration einer Lösung sich vollziehender Übergang von rein keimungsauslösender zu rein keimungshemmender Wirkung dar; bei sehr hoher Konzentration wird die schädigende Wirkung einer Lösung schließlich eine derartige, daß Keimungen ganz unterdrückt werden, und eine an sich vorhandene keimungsauslösende Wirkung vollständig verdeckt wird. So wirkt z. B. KNO_2 0,01 mol. noch deutlich keimungsauslösend, 0,05 nur noch sehr wenig; bei KNO_2 0,1 mol. ist die Schädigung eine derartige, daß Keimungen fast gar nicht mehr eintreten. In ähnlicher Weise läßt sich bei Salpetersäure 0,01—0,1 bei schwacher Konzentration eine fördernde Wirkung, mit zunehmender Konzentration steigende Schädigung und Unterdrückung von Keimungen beobachten.

Wir müssen also berücksichtigen, daß die Wirkung eines Stoffes je nach seiner Konzentration eine verschiedenartige ist, und daß im besonderen Versuche mit zu hohen Konzentrationen die Frage, ob ein bestimmter Stoff keimungsauslösend wirkt oder nicht, nicht zu beantworten gestatten. Wir müssen in der [illegible]tration stets so weit herabgehen, daß ein Vergleich der Keimungen

mit denjenigen auf destilliertem Wasser eine schädigende Nebenwirkung der betr. Lösung nicht erkennen läßt.

Die Abhängigkeit des Keimungsergebnisses von der Konzentration der verwendeten Lösung gestaltet sich also bei keimungsauslösenden und nicht keimungsauslösenden Stoffen in der folgenden Weise:

I. Keimungsauslösende Stoffe:
   bei schwacher Konzentration rein fördernde Wirkung,
   mit steigender Konzentration (fördernde) Wirkung,
   bei hoher Konzentration rein keimungshemmende Wirkung.

II. Nicht keimungsauslösende Stoffe:
   bei schwacher Konzentration indifferente Wirkung,
   bei höherer Konzentration keimungshemmende Wirkung.

Dementsprechend muß die Frage, welche der in Tabelle 13 zur Untersuchung herangezogenen Stoffe keimungsauslösend wirken, auf Grund der in dieser Tabelle enthaltenen Ergebnisse in folgender Weise beantwortet werden:

A. Nitrate und Salpetersäure.

Salpetersäure und alle untersuchten salpetersauren Salze: KNO_3, $NaNO_3$, $Mg(NO_3)_2$, $Ca(NO_3)_2$, $(NH_4)NO_3$ wirken keimungsauslösend.

B. Nitrite.

KNO_2 wirkt keimungsauslösend; ebenso genügt der eine, mit $NaNO_2$ durchgeführte Versuch, um eine gewisse (fördernde) Wirkung dieses Stoffes erkennen zu lassen. Dagegen ist in den Versuchen mit $Mg(NO_2)_2$ und $Ca(NO_2)_2$ 0,05 mol. die Schädigung, anscheinend infolge zu hoher Konzentration, eine derartige, daß die Frage, ob diese Stoffe keimungsauslösend wirken, nicht beantwortet werden kann.

C. Ammoniumsalze.

Ammoniumnitrat, Ammoniumchlorid, Ammoniumkarbonat wirken keimungsauslösend.

D. Organische N-Verbindungen.

Asparagin und Harnstoff in 0,05 mol. wirken so stark schädigend, daß die Frage, ob eine keimungsauslösende Wirkung vorliegt, nicht beantwortet werden kann.

Gesättigte Harnsäurelösung scheint ganz schwach fördernd zu wirken.

E. N-freie Salze.

Die untersuchten N-freien Salze KH_2PO_4, $MgSO_4$, $CaCl_2$ wirkten ausnahmslos nicht keimungsauslösend.

Damit ist also endgültig festgestellt, daß den N-haltigen Stoffen in besonderer Weise das Vermögen zukommt, die unter gleichen Temperaturverhältnissen sonst nur im Licht keimenden Samen von *Ranunculus sceleratus* auch in Dunkelheit zur Keimung zu bringen. Alle Nitrate, Salpetersäure, gewisse (vielleicht alle) Nitrite, ferner Ammoniumsalze wirken in außerordentlichem Maße keimungsauslösend, während den daraufhin untersuchten N-freien Salzen eine solche Wirkung nicht zukommt.

Die Tatsache, daß sich mit den verschiedensten N-haltigen Stoffen die gleiche keimungsauslösende Wirkung erzielen läßt wie mit der Knopschen Nährlösung, zeigt in einwandfreier Weise, daß nicht die Nährlösung an sich keimungsauslösend wirkt, sondern daß die keimungsauslösende Wirkung der Nährlösung auf die in ihr enthaltenen N-haltigen Salze, d. h. die Nitrate zurückzuführen ist.

Damit ist die Frage, die den Ausgangspunkt der ganzen Untersuchungen bildete, beantwortet, und es ist nur noch nötig, eine Erklärung dafür zu suchen, daß Lehmann seinerzeit diese Frage nicht in dem gleichen Sinne beantwortet hat, sondern auf Grund seiner Versuche offen ließ. Leider macht Lehmann keine näheren Angaben über seine diesbezüglichen Versuche mit *Ranunculus sceleratus*, so daß wir zu einer Erklärung des Widerspruches auf Vermutungen angewiesen sind. Immerhin dürften wir im Hinblick auf die Tatsache, daß Lehmann auch sonst die Bedeutung der Temperaturschwankungen für die Keimung von *Ranunculus sceleratus* nicht berücksichtigt hat, kaum fehlgehen, wenn wir gerade in diesem Moment, d. h. in den unkontrollierten Temperaturschwankungen der Lehmannschen Versuche den Grund sehen, warum es diesem Autor nicht gelang, die Wirkung der Knopschen Nährlösung auf die in ihr enthaltenen Nitrate zurückzuführen. Möglich ist auch, daß die von Lehmann gewählten Konzentrationen nicht geeignet waren, um die keimungsauslösende Wirkung der einzelnen von ihm untersuchten Salze rein hervortreten zu lassen.

III. Versuche mit Samen von *Oenothera biennis*.

Es ist bekannt, daß die Samen der Oenotheraceen vielfach durch das Licht in der Keimung günstig beeinflußt werden. „Die Samen dieser Familie sind wegen ihrer Lichtempfindlichkeit äußerst geeignet zu vergleichenden Versuchen über den Lichteinfluß auf die Samenkeimung“ [1]).

Die Veranlassung, mich gerade mit *Oenothera biennis* näher zu befassen, gab die Beobachtung, daß wir es hier mit Samen zu tun haben, deren Keimung ebenfalls sowohl durch Lichtwirkung wie durch Temperaturschwankungen günstig beeinflußt wird. Ein derartiger Fall war im obigen bereits in *Ranunculus sceleratus* zur Untersuchung gelangt; es kann jedoch schon hier darauf hingewiesen werden, daß die Keimungsbedingungen von *Oenothera biennis* prinzipiell von denjenigen von *Ranunculus* verschieden und insbesondere insoweit von ganz speziellem Interesse sind, als die bei *Oenothera* beobachtete Gesetzmäßigkeit der Einwirkung intermittierender Temperaturen von derjenigen fast aller sonstigen daraufhin untersuchten Pflanzen abweicht.

Über die Keimung von *Oenothera biennis* macht Kinzel [2]) die Angabe, daß die Samen langsam keimen und durch das Licht in der Keimung gefördert werden. Die von Kinzel beobachteten Keimungen traten nur sehr zögernd ein; von den am 4. IX. 10 geernteten und am 5. IX. 10 ins Keimbett ausgelegten reifen Samen keimten bei Belichtung im Keimbett die ersten 16 Prozent im April 1911, dann folgte eine lange Pause bis zum Sommer 1912; erst im Juni und Juli 1912 traten weitere Keimungen ein, wobei die Zahl der Keimungen ziemlich unvermittelt auf 92 % ansteigt. In Dunkelheit waren in dem gleichen Zeitraum von ca. 2 Jahren überhaupt keine Keimungen zu verzeichnen.

Dieser äußerst langsame Keimungsverlauf dürfte nach meinen Beobachtungen auf relativ niedrige Keimungstemperaturen zurückzuführen sein [3]). Ich selbst habe durch Wahl geeigneter Tempera-

---

1) W. Kinzel, Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart, 1913, S. 46.

2) Kinzel, a. a. O.

3) Kinzel gibt in der Einleitung seines Buches „Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung“ an, daß er in seinen „seit dem Jahre 1905 wieder aufgenommenen Versuchen im allgemeinen eine Temperatur von 18 bis 20 ° C dauernd anwandte“.

turen innerhalb weniger Wochen sehr hohe Keimprozente erzielen können.

Zu den folgenden Versuchen diente ein sehr gleichmäßiges, im Herbst 1911 von Pflanzen des Pflanzengartens Fuhlsbüttel bei Hamburg geerntetes Material.

Tabelle 14.

I. Versuche mit konstanten Temperaturen in Licht und Dunkelheit.

II. Versuche mit intermittierenden Temperaturen in Dunkelheit.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.

Zahl der Samen in jedem einzelnen Versuch: 2 × 100.

Versuchsbeginn: 12. VI. 1912, Versuchsschluß: 17. VII. 1912.

Versuchs-Nr.	Temperatur	Belichtung	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittliche Keim-geschwindigkeit Tage
	I. Versuche mit konstanten Temperaturen:					
3342, 1a, b	konstant 12°	Dunkel	0, 0	**0**	∞	∞
2a, b	„ 19°	„	1, 0	**0,5**	8	8,00
3a, b	„ 24°	„	21, 29	**25,0**	4	5,97
4a, b	„ 28°	„	69, 57	**63,0**	3	5,47
5a, b	„ 19°	Tageslicht	10, 21	**15,5**	4	5,75
6a, b	„ 28°	„	89, 94	**91,5**	2	3,98
	II. Versuche mit intermittierenden Temperaturen:					
3343, 1a, b	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) bei 12°	Dunkel	23, 26	**24,5**	7	9,96
2a, b	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 12°, 20 Std (2 N.—10 V.) bei 28°	„	88, 92	**90,0**	3	5,08
3a, b	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) bei 19°	„	7, 19	**13,0**	5	6,83
4a, b	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 19°, 20 Std. (2 N.—10 V.) bei 28°	„	73, 84	**78,5**	3	5,74

Die in der vorstehenden Tabelle enthaltenen Versuche mit konstanten Temperaturen zeigen zunächst, daß die Keimung von

Oenothera biennis bei konstanten Temperaturen erfolgen kann, jedoch nur bei relativ hohen Temperaturen stattfindet; die Abhängigkeit der Keimprozente von der Höhe der Keimungstemperatur ist eine ganz auffällige.

Der keimungsauslösende Einfluß des Lichtes geht ebenfalls bereits aus den Versuchen mit konstanten Temperaturen hervor, indem den Dunkelkeimungen von 0,5 % bei 19° und 63 % bei 28° solche von 15,5 % bezw. 91,5 % in Tageslicht gegenüberstehen, ebenso wie auch die durchschnittliche Keimgeschwindigkeit im Licht eine wesentliche Verbesserung aufweist. Die gleiche fördernde Wirkung wurde in anderen hier nicht im einzelnen angeführten Versuchen bestätigt gefunden.

Der zweite Teil der obigen Tabelle umfaßt Versuche mit intermittierenden Temperaturen; diese Versuche ergeben, daß man die gleich hohen Keimungen von etwa 90 %, die bei konstanter Temperatur durch Belichtung erzielt wurden, auch in Dunkelheit erzwingen kann, wenn man geeignete Temperaturschwankungen zur Einwirkung bringt: Temperaturwechsel wirkt in dem gleichen Sinne keimungsauslösend wie Belichtung.

Eine gewisse Parallele zu den Keimungsverhältnissen von *Ranunculus sceleratus* liegt also vor, denn auch bei dieser wirken Temperaturwechsel und Belichtung in dem gleichen Sinne keimungsauslösend. Andererseits sind auch Unterschiede unverkennbar: bei *Ranunculus sceleratus* keine Keimungen bei konstanten Temperaturen, weder in Dunkelheit noch bei Belichtung, bei *Oenothera biennis* Keimungen und eine fördernde Lichtwirkung auch bei konstanter Temperatur. Des weiteren macht sich in der Gesetzmäßigkeit der Einwirkung regelmäßig intermittierender Temperaturen ein prinzipieller Unterschied dahin bemerkbar, daß bei *Oenothera* nicht mehr wie bei *Ranunculus* die höheren Temperaturen die kürzere, die niederen die längere Zeit täglich einwirken müssen, um maximale Keimungen auszulösen, sondern daß bei *Oenothera* umgekehrt die niederen Temperaturen die kürzere, die höheren die längere Zeit täglich zur Einwirkung gebracht werden müssen. *Oeuothera biennis* gehört also ebenfalls, aber in anderer Weise als *Ranunculus sceleratus* zu den Pflanzen, deren Samen sowohl durch Belichtung wie durch Temperaturwechsel in der Keimung gefördert werden.

Es lag die Frage nahe, inwieweit die Lichtwirkung bezw. die Wirkung des Temperaturwechsels sich in der gleichen Weise wie

bei *Ranunculus sceleratus* auch bei *Oenothera biennis* durch Anwendung Knopscher Nährlösung ersetzen läßt. Einen Versuch zur Beantwortung dieser Frage enthält die folgende Tabelle.

Tabelle 15.

Versuche in Dunkelheit bei konstanten und bei intermittierenden Temperaturen.

I. Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.

II. Samen auf Fließpapier mit starker Nährlösung.

Zahl der Samen in jedem einzelnen Versuch: 3 × 100.

Versuchsbeginn: 25. VI. 12, Versuchsschluß: 16. VII. 12.

Versuchs-Nr.	Temperatur	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
	I. Samen auf Fließpapier mit dest. Wasser:				
3396, 1a—c	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) bei 12° .	20, 21, 17	**19,3**	8	10,48
2a—c	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) bei 28° .	92, 90, 92	**91,3**	3	5,38
3a—c	konstant 19°	2, 1, 1	**1,7**	5	11,20
4a—c	„ 28°	66, 64, 74	**68,0**	3	6,08
	II. Samen auf Fließpapier mit Nährlösung:				
3398, 1a—c	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) bei 12° .	63, 69, 70	**67,3**	6	9,75
2a—c	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) bei 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) bei 28° .	92, 95, 89	**92,0**	3	4,31
3a—c	konstant 19°	21, 38, 36	**31,7**	5	8,04
4a—c	„ 28°	85, 94, 93	**90,7**	2	5,46

Nach dem vorstehenden Versuch läßt sich in der Tat auch bei *Oenothera biennis* eine keimungsauslösende Wirkung der Knopschen Nährlösung feststellen. Den auf destilliertem Wasser erzielten Keimprozenten von 1,7 % bei 19° und 68 % bei 28° stehen 31,7 % bezw. 90,7 % auf Nährlösung gegenüber; ebenso hat bei der intermittierenden Behandlung 4 Std. 28° — 20 Std.

12° eine Steigerung der Keimprozente von 19,3 auf 67,3 stattgefunden. Bei der zweiten angewandten intermittierenden Behandlung waren die Keimprozente bereits auf destilliertem Wasser derartig hohe, daß durch Nährlösung eine nennenswerte Steigerung der Keimprozente nicht mehr erzielt wurde. Nur die Verringerung der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit von 5,38 auf 4,31 Tage weist auf den keimungsfördernden Einfluß der Nährlösung hin.

Gehen wir von der weiter oben bereits gemachten Feststellung aus, daß die Keimung von *Oenothera biennis* an relativ hohe Keimungstemperaturen gebunden ist, so können wir im Hinblick auf die durch die Nährlösung bewirkte Steigerung der Keimprozente bei zu niedrigen Temperaturen von einem Ersatz der Temperatur durch Nährlösung sprechen. Im Hinblick darauf, daß die Keimung von *Oenothera biennis* auch durch Temperaturwechsel sowie durch Lichtwirkung gefördert wird, kann andererseits die Wirkung der Nährlösung als Ersatz des Temperaturwechsels oder aber der Lichtwirkung bezeichnet werden.

So haben wir in *Oenothera biennis* einen weiteren interessanten Fall, wo einerseits die Keimungsvorgänge in mannigfacher Weise durch die Höhe der Temperatur, Temperaturwechsel und Belichtung bestimmt werden, während die Nährlösung in diese komplizierten Keimungsverhältnisse in gleichmäßig fördernder Weise eingreift.

Die weitere Frage, welche Komponenten der Nährlösung ihre Wirksamkeit bestimmen, konnte durch die folgenden Versuche beantwortet werden. Die in Tabelle 16 (S. 312 u. 313) zusammengestellten Versuche sind leider nicht gleichzeitig angesetzt; die ersten Versuche stammen vom 19. Juni, die letzten vom 27. Juli 1912 her. Da jedoch das Samenmaterial ein Alter von mehr als 9 Monaten hatte (Ernte September 1911), so dürften Unterschiede der Nachreife keine nennenswerte Rolle gespielt haben, wie auch aus der leidlichen Übereinstimmung der Keimungsergebnisse hervorgeht. Die Versuchsdauer betrug in allen Versuchen gleichmäßig 3 Wochen, so daß die Versuche in dieser Hinsicht vergleichbar sind.

Tabelle 16. Versuche in Dunkelheit bei intermittierenden Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser und mit Lösung verschiedener Stoffe.

Zahl der Samen in jedem Versuch bei Nr. 3396 und 3601 je 3 × 100, bei allen übrigen Nr. je 2 × 100.

Versuchsdauer gleichmäßig 21 Tage.

Ver-suchs-Nr.	Versuchs-beginn	Substrat	Mol.-Kon-zen-tration	Intermittierende Behandlung I: täglich 4 Std. 28°—20 Std. 12° — Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durch-schnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimge-schwindigkeit Tage	Intermittierende Behandlung II: täglich 4 Std. 12°—20 Std. 28° — Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durch-schnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimge-schwindigkeit Tage
3396	25. VI.	dest. Wasser	—	20, 21, 17	**19,3**	8	10,48	92, 90, 92	**91,3**	3	5,38
3601	27. VII.	"	—	32, 31, 15	**26,0**	7	9,99	91, 91, 94	**92,0**	3	5,13
3594	27. VII.	KNO_3	0,0001	30, 24	**27,0**	7	9,81	90, 84	**87,0**	3	5,48
3593	"	"	0,001	48, 36	**42,0**	7	9,75	92, 79	**85,5**	3	4,81
3475	3. VII.	"	0,005	66, 60	**63,0**	7	10,53	93, 95	**94,0**	3	4,28
3592	27. VII.	"	0,01	62, 67	**64,5**	7	9,96	94, 92	**93,0**	3	4,40
3591	"	"	0,025	54, 46	**50,0**	6	10,31	95, 91	**93,0**	3	5,08
3590	"	"	0,05	45, 47	**46,0**	7	10,32	90, 90	**90,0**	3	5,53
3589	"	"	0,1	37, 37	**37,0**	9	11,36	97, 94	**95,5**	4	6,15
3583	27. VII.	$NaNO_3$	0,005	51, 49	**50,0**	7	9,38	92, 93	**92,5**	3	4,53
3379	19. VI.	"	0,05	40, 62	**51,0**	7	9,58	97, 93	**95,0**	3	5,20
3600	27. VII.	$Mg(NO_3)_2$	0,0001	29, 39	**34,0**	7	9,78	96, 95	**95,5**	3	5,14
3599	"	"	0,001	54, 59	**56,5**	7	9,93	96, 90	**93,0**	3	4,66
3578	"	"	0,005	73, 56	**63,5**	6	10,38	88, 94	**91,0**	3	4,37
3598	"	"	0,01	57, 66	**61,5**	7	10,07	95, 92	**93,5**	3	4,94
3597	"	"	0,025	38, 42	**40,0**	8	10,78	91, 87	**89,0**	3	5,17
3596	"	"	0,05	35, 43	**39,0**	8	11,06	88, 94	**91,0**	3	5,62
3595	"	"	0,1	7, 20	**13,5**	10	12,83	80, 87	**83,5**	4	7,46

3483	3. VII.	$Ca(NO_3)_2$	0,005	67, 64	**65,5**	8	11,12	98, 95	**96,5**	3	4,98
3369	19. VI.	"	0,05	13, 18	**15,5**	9	13,28	91, 92	**91,5**	4	6,26
3587	27. VII.	$(NH_4)NO_3$	0,005	61, 55	**58,0**	7	10,04	90, 96	**93,0**	3	4,56
3377	19. VI.	"	0,05	47, 55	**51,0**	8	11,14	91, 89	**90,0**	4	6,30
3473	2. VII.	Salpetersäure	0,0001	14, 15	**14,5**	8	10,11	87, 88	**87,5**	3	4,59
3472	"	"	0,001	18, 8	**13,0**	7	9,66	92, 88	**90,0**	3	4,93
3487	"	" . . .	0,005	31, 36	**33,5**	7	10,56	92, 88	**90,0**	3	4,43
3469	"	"	0,01	51, 32	**41,5**	8	10,07	92, 99	**95,5**	3	4,62
3381	19. VI.	"	0,05	7, 15	**11,0**	8	14,19	31, 35	**33,0**	4	6,91
3468	2. VII.	"	0,1	1, 2	**1,5**	10	12,50	40, 31	**35,5**	4	7,67
3485	3. VII.	KNO_2	0,005	83, 90	**86,5**	7	10,02	95, 96	**95,5**	3	4,27
3385	20. VI.	"	0,05	57, 39	**48,0**	8	11,96	71, 68	**69,5**	3	6,55
3586	27. VII.	$NaNO_2$	0,005	79, 80	**79,5**	7	9,28	91, 88	**89,5**	3	4,58
3391	25. VI.	"	0,05	51, 54	**52,5**	6	11,09	82, 82	**82,0**	3	6,32
3581	27. VII.	$Mg(NO_2)_2$	0,005	61, 63	**62,0**	7	10,37	91, 93	**92,0**	3	4,98
3393	25. VI.	"	0,05	4, 5	**4,5**	15	18,00	17, 11	**14,0**	6	8,45
3582	27. VII.	$Ca(NO_2)_2$	0,005	81, 71	**76,0**	7	9,73	89, 92	**90,5**	3	4,64
3392	25. VI.	"	0,05	37, 37	**37,0**	6	11,42	52, 61	**56,5**	4	6,01
3588	27. VII.	NH_4Cl	0,005	61, 68	**64,5**	7	9,81	90, 92	**91,0**	3	4,18
3389	20. VI.	"	0,05	19, 14	**16,5**	8	11,26	92, 95	**93,5**	3	5,73
3585	27. VII.	Ammoniumkarbonat . .	0,005	54, 59	**56,5**	7	10,17	91, 97	**94,0**	3	4,98
3387	20. VI.	" . .	0,05	0, 0	**0**	∞	∞	64, 11	**37,5**	9	15,84
3580	27. VII.	Harnstoff	0,005	43, 43	**43,0**	7	9,72	92, 91	**91,5**	3	4,80
3394	25. VI.	"	0,05	8, 16	**12,0**	8	12,89	13, 19	**16,0**	4	5,61
3390	25. VI.	Harnsäure (gesättigt) .	—	31, 21	**26,0**	7	10,49	94, 90	**92,0**	3	4,59
3477	3. VII.	$MgSO_4$	0,005	13, 25	**19,0**	7	10,07	91, 91	**91,0**	3	5,87
3373	19. VI.	"	0,05	14, 10	**12,0**	8	10,25	94, 96	**95,0**	3	6,53
3479	3. VII.	KH_2PO_4	0,005	17, 17	**17,0**	8	9,93	95, 94	**94,5**	3	5,62
3367	19. VI.	"	0,05	5, 8	**6,5**	9	11,43	84, 83	**83,5**	3	7,27
3579	27. VII.	$CaCl_2$	0,005	22, 30	**26,0**	7	9,97	90, 92	**91,0**	3	5,59
3395	25. VI.	"	0,05	20, 17	**18,5**	8	10,65	90, 90	**90,0**	3	6,58

Von den beiden intermittierenden Temperaturen I und II ist eine nennenswerte Förderung der Keimungen durch bestimmte Lösungen bei der intermittierenden Behandlung II kaum zu erwarten, da hier bereits auf destilliertem Wasser sehr hohe Keimungen auftreten; nur die etwaige Verringerung der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit gestattet Schlüsse auf das Vorhandensein einer fördernden Wirkung. Die Versuche mit der intermittierenden Behandlung II sind im übrigen deswegen hier vor allem mitgeteilt, weil eine etwaige Herabdrückung der Keimprozente bezw. Verlängerung der Keimgeschwindigkeit gegenüber destilliertem Wasser eine schädigende Wirkung der betr. Lösung eindeutig hervortreten läßt.

Der fördernde Einfluß bestimmter Stoffe muß dagegen bei der intermittierenden Behandlung I, die auf Wasser nur Keimungen von 19,3 bezw. 26 % ermöglicht, in aller Schärfe sichtbar werden. In der Tat lassen sich hier wesentliche Unterschiede beobachten, die zunächst eine Beantwortung der Frage gestatten, welche Substanzen der Knopschen Nährlösung keimungsauslösend wirken.

Genau wie bei *Ranunculus sceleratus* ergibt sich auch für *Oenothera biennis* die interessante Tatsache, daß von den in der Nährlösung enthaltenen Salzen $MgSO_4$, KH_2PO_4, KNO_3 und $Ca(NO_3)_2$ nur die Nitrate keimungsauslösend wirken, dagegen nicht die N-freien Salze.

Außer KNO_3 und $Ca(NO_3)_2$ wirken die übrigen untersuchten Nitrate, $NaNO_3$, $Mg(NO_3)_2$ und $(NH_4)NO_3$ deutlich keimungsauslösend, ebenso wie auch die Salpetersäure eine fördernde Wirkung aufweist. Besonders hohe Keimprozente wurden durch die Anwendung von Nitriten bedingt. Desgleichen wirkten Ammoniaksalze, ferner Harnstoff keimungsauslösend, während sich für Harnsäure eine solche Wirkung nicht feststellen ließ.

Den eben angeführten keimungsauslösenden Stoffen stehen als indifferente nur die drei zur Untersuchung herangezogenen N-freien Salze $MgSO_4$, KH_2PO_4 und $CaCl_2$ gegenüber.

Bei der Beurteilung der Keimungsergebnisse sei im übrigen auf die früheren Darlegungen über fördernde, (fördernde), schädigende und indifferente Wirkung eines Stoffes bezw. einer Konzentration verwiesen und insbesondere auch die durchschnittliche Keimgeschwindigkeit als Gradmesser einer fördernden oder schädigenden Wirkung herangezogen: Verlangsamung derselben weist

auf Schädigung, Beschleunigung dagegen auf einen keimungsfördernden Einfluß des betr. Stoffes hin. In den umfangreichen Versuchsreihen, in denen verschiedene Konzentrationen von KNO_3, $Mg(NO_3)_2$ und Salpetersäure zur Untersuchung gelangten, macht sich die Wirkung der Konzentration nicht nur in einer Beeinflussung der Keimprozente, sondern auch der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit geltend, insbesondere läßt sich beobachten, daß die durchschnittliche Keimgeschwindigkeit mit dem Überschreiten einer bestimmten Konzentration eine Verschlechterung erfährt. Das gleiche gilt auch für die übrigen, nur in den Molekularkonzentrationen 0,005 und 0,05 untersuchten Stoffe; die höhere Konzentration wirkt hier regelmäßig bereits keimungsverlangsamend, also bereits etwas schädigend ein und läßt daher eine etwaige keimungsauslösende Wirkung des betr. Stoffes nicht mehr so deutlich hervortreten.

Aus den in Tabelle 16 enthaltenen Versuchen geht weiter hervor, daß bereits sehr geringe Konzentrationen keimungsauslösend wirken können: 0,001 und 0,005 mol. wirken bereits deutlich fördernd. Die Höhe derjenigen Konzentration, bei der sich eine schädigende Wirkung deutlich bemerkbar macht, ist eine sehr verschiedene; Ammoniumkarbonat 0,05 mol. läßt bei der intermittierenden Behandlung I überhaupt keine Keimungen mehr zustande kommen, während die gleiche Konzentration bei Ammoniumnitrat ihre schädigende Wirkung zunächst in einer Heraufsetzung der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit offenbart.

In Tabelle 16 sind Versuche über den keimungsauslösenden Einfluß bestimmter Stoffe bei intermittierenden Temperaturen wiedergegeben; daß dieser Einfluß in ähnlicher Weise auch bei konstanten Temperaturen vorliegt, mögen die im folgenden zusammengestellten Versuchsreihen vom 27. VII. 1912 zeigen (Tabelle 17, S. 316).

In den umstehenden Versuchen kamen nicht alle der in Tabelle 16 herangezogenen Stoffe zur Untersuchung; das Bild ist dementsprechend ein unvollständiges, genügt jedoch zu dem Nachweis, daß vielen N-haltigen Salzen eine überaus deutliche keimungsauslösende Wirkung zukommt. Den Keimungen von nur 3,7 % auf destilliertem Wasser bei 19° stehen solche bis zu 55 % auf N-haltigen Salzen gegenüber; bei 28° betragen die Keimungen auf destilliertem Wasser 66,3 % und werden durch Anwendung keimungsauslösender Stoffe auf etwa 90 % gesteigert.

Tabelle 17. Versuche in Dunkelheit bei konstanten Temperaturen.
Samen auf Fließpapier mit dest. Wasser und mit Lösungen verschiedener Salze.
Zahl der Samen in jedem Versuch bei Nr. 3601 je 3 × 100, bei allen übrigen Nr. je 2 × 100.
Versuchsbeginn gleichmäßig 27. VII. 12, Versuchsschluß gleichmäßig 17. VIII. 12.

Ver-suchs-Nr.	Substrat	Mol.-Konzen-tration	konstant 19°: Keimprozente der einzelnen Schalen	konstant 19°: Keimprozente im Durchschnitt	konstant 19°: Beginn der Keimung Tage	konstant 19°: Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage	konstant 28°: Keimprozente der einzelnen Schalen	konstant 28°: Keimprozente im Durchschnitt	konstant 28°: Beginn der Keimung Tage	konstant 28°: Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
3601	dest. Wasser	—	6, 2, 3	**3,7**	6	7,29	73, 68, 58	**66,3**	3	6,27
3594	KNO_3	0,0001	7, 2	**4,5**	5	7,83	65, 54	**59,5**	3	5,93
3593	"	0,001	2, 5	**3,5**	5	8,35	71, 77	**74,0**	3	5,37
3592	"	0,01	35, 32	**33,5**	5	8,09	87, 93	**90,0**	3	5,46
3591	"	0,025	28, 28	**28,0**	5	7,82	93, 94	**93,5**	3	5,62
3590	"	0,05	29, 29	**29,0**	5	8,45	91, 89	**90,0**	3	6,11
3589	"	0,1	30, 24	**27,0**	6	9,46	79, 85	**82,0**	3	6,97
3583	$NaNO_3$	0,005	29, 25	**27,0**	5	8,18	86, 85	**85,5**	3	5,67
3600	$Mg(NO_3)_2$	0,0001	3, 5	**4,0**	5	6,38	49, 73	**61,0**	3	6,32
3599	"	0,001	8, 10	**9,0**	6	7,58	83, 73	**78,0**	3	5,18
3578	"	0,005	13, 8	**10,5**	4	7,69	85, 93	**89,0**	3	5,67
3598	"	0,01	24, 16	**20,0**	4	8,32	87, 91	**89,0**	3	5,88
3597	"	0,025	17, 23	**20,0**	5	8,10	86, 89	**87,5**	3	6,45
3596	"	0,05	10, 9	**9,5**	6	8,27	86, 80	**83,0**	4	7,04
3595	"	0,1	10, 8	**9,0**	7	11,15	75, 86	**80,5**	5	8,57
3587	$(NH_4)NO_3$	0,005	27, 30	**28,5**	5	8,76	91, 88	**89,5**	3	4,78
3586	$NaNO_2$	0,005	53, 57	**55,0**	5	8,46	91, 84	**87,5**	3	4,78
3581	$Mg(NO_2)_2$	0,005	49, 43	**46,0**	4	7,88	93, 87	**90,0**	3	5,20
3582	$Ca(NO_2)_2$	0,005	45, 35	**40,0**	5	8,11	91, 92	**91,5**	3	4,28
3588	NH_4Cl	0,005	14, 14	**14,0**	5	7,86	76, 71	**73,5**	3	5,83
3585	Ammoniumkarbonat	0,005	16, 20	**18,0**	5	8,18	79, 85	**82,0**	3	5,94
3580	Harnstoff	0,005	3, 6	**4,5**	6	7,32	67, 73	**70,0**	3	6,07
3579	$CaCl_2$	0,005	5, 3	**4,0**	6	7,12	65, 75	**70,0**	3	7,08

Die bisherigen Versuche sind im Sommer 1912 mit Samen von *Oenothera biennis* durchgeführt, die im Herbst 1911 geerntet waren. Im September 1912 stellte mir Herr Prof. Klebahn in liebenswürdiger Weise auf meine Bitte ganz frisch geerntetes, ebenfalls sehr gleichmäßiges Material seiner Versuchspflanzen zur Verfügung, das zu den folgenden, am 15. IX. 12 begonnenen Versuchen Verwendung fand.

Tabelle 18a zeigt den keimungsauslösenden Einfluß der Belichtung unter Verwendung von Osramlicht als künstlicher Lichtquelle; Tabelle 18b enthält Versuche in Dunkelheit, in denen durch Anwendung chemischer Stoffe eine überaus deutliche Steigerung der Keimprozente erzielt, die Lichtwirkung also wiederum durch Einwirkung chemischer Stoffe ersetzt wurde.

Ein Vergleich der in Tabelle 18 enthaltenen Keimungsergebnisse mit den weiter oben mitgeteilten Versuchsreihen ergibt zunächst das Vorhandensein von Unterschieden in der absoluten Höhe der Keimprozente und der Keimgeschwindigkeit, trotzdem die allgemeinen Versuchsbedingungen gleich gehalten waren. Wir dürften

(Fortsetzung des Textes s. S. 320.)

Tabelle 18a.

Versuche in Licht und Dunkelheit bei intermittierenden Temperaturen.
Lichtquelle: Osramlicht von 600 NK in ca. 40 cm Abstand.
Samen auf Fließpapier mit destilliertem Wasser.
Zahl der Samen in jedem einzelnen Versuch 3 × 100.
Versuchsbeginn: 15. IX. 12, Versuchsschluß: 7. X. 12.

Versuchs-Nr.	Art der Behandlung mit intermittierenden Temperaturen und Belichtung	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
3671, 1a—c	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Osramlicht bei 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel bei 12°	60, 69, 67	**65,3**	7	13,02
3672, 1a—c	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel bei 28°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel bei 12°	8, 16, 14	**12,7**	8	15,52
3671, 2a—c	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel bei 12°, 20 Std. (2 N.-10 V.) Osramlicht bei 28°	97, 94, 98	**96,3**	2	3,53
3672, 2a—c	tägl. 4 Std. (10 V.—2 N.) Dunkel bei 12°, 20 Std. (2 N.—10 V.) Dunkel bei 28°	96, 97, 93	**95,3**	2	4,67

Tabelle 18b.

Versuche in Dunkelheit bei intermittierenden Temperaturen.

Samen auf Fließpapier mit dest. Wasser, mit Nährlösung und mit Lösung verschiedener Stoffe.

Zahl der Samen in jedem Versuch bei Nr. 3672—3674 je 3 × 100, bei allen übrigen Nr. je 2 × 100.

Versuchsbeginn gleichmäßig 15. IX. 12, Versuchsschluß 7. X. 12.

Versuchs-Nr.	Substrat	Mol.-Konzentration	Intermittierende Behandlung I: täglich 4 Std. 28°—20 Std. 12°				Intermittierende Behandlung II: täglich 4 Std. 12°—20 Std. 28°			
			Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Beginn der Keimung Tage	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
3672	dest. Wasser	—	8, 16, 14	**12,7**	8	15,52	96, 97, 93	**95,3**	2	4,67
3673	starke Nährlösung . .	—	85, 72, 86	**81,0**	8	16,45	91, 95, 91	**92,3**	2	4,28
3674	schwache Nährlösung . .	—	72, 77, 50	**66,3**	8	16,14	82, 94, 97	**91,0**	2	4,11
3683	KNO_3	0,0001	11, 28	**19,5**	8	14,02	96, 94	**95,0**	2	4,29
3682	„	0,001	41, 39	**40,0**	8	15,23	92, 98	**95,0**	2	4,07
3681	„	0,0025	57, 31	**44,0**	8	15,95	96, 91	**93,5**	2	4,28
3680	„	0,005	64, 77	**70,5**	8	15,09	94, 95	**94,5**	2	4,03
3679	„	0,01	53, 61	**57,0**	8	15,37	92, 90	**91,0**	2	4,09
3678	„	0,025	36, 43	**39,5**	9	16,10	92, 89	**90,5**	2	4,58
3677	„	0,05	88, 38	**63,0**	8	17,57	93, 93	**93,0**	2	4,96
3676	„	0,1	13, 39	**26,0**	9	17,16	84, 91	**87,5**	3	5,98
3675	„	0,2	19, 29	**24,0**	12	18,84	49, 84	**66,5**	3	8,18

3692	$Mg(NO_3)_2$	0,0001	14, 24	**19,0**	8	15,40	94, 92	**93,0**	2	4,21
3691	"	0,0005	16, 20	**18,0**	8	13,58	95, 98	**96,5**	2	4,17
3690	"	0,001	96, 64	**80,0**	9	16,58	95, 93	**94,0**	2	4,47
3689	"	0,0025	88, 64	**71,0**	7	14,32	94, 97	**95,5**	2	3,83
3688	"	0,005	82, 82	**82,0**	9	14,61	95, 95	**95,0**	2	3,96
3687	"	0,01	70, 79	**74,5**	8	14,56	90, 97	**93,5**	2	3,67
3686	"	0,025	92, 88	**90,0**	8	14,27	92, 95	**93,5**	2	4,14
3685	"	0,05	93, 86	**89,5**	9	16,59	92, 91	**91,5**	3	4,98
3684	"	0,1	26, 21	**23,5**	13	17,77	88, 80	**84,0**	3	7,34
3704	NH_4NO_3	0,01	61, 89	**75,0**	8	15,87	99, 100	**99,5**	2	4,40
3698	Salpetersäure	0,01	75, 69	**72,0**	8	15,17	95, 89	**92,0**	2	4,28
3701	KNO_2	0,01	92, 94	**93,0**	7	14,29	90, 91	**90,5**	2	3,82
3700	$Mg(NO_2)_2$	0,01	92, 91	**91,5**	8	12,17	89, 91	**90,0**	3	4,08
3702	NH_4Cl	0,01	31, 18	**24,5**	9	17,54	93, 96	**94,5**	2	5,06
3703	Ammoniumkarbonat	0,01	13, 16	**14,5**	13	16,05	86, 90	**88,0**	3	5,49
3707	$MgSO_4$	0,01	18, 10	**14,0**	8	15,82	94, 95	**94,5**	2	4,76
3696	Schwefelsäure	0,01	16, 7	**11,5**	8	15,38	95, 90	**92,5**	2	4,51
3694	NaCl	0,01	21, 41	**31,0**	9	16,26	96, 93	**94,5**	2	4,38
3693	$MgCl_2$	0,01	17, 19	**18,0**	8	15,55	96, 95	**95,5**	2	4,52
3699	$CaCl_2$	0,01	12, 5	**8,5**	8	14,68	94, 92	**93,0**	2	4,63
3695	Salzsäure	0,01	19, 14	**16,5**	8	15,13	95, 94	**94,5**	2	4,84
3708	KH_2PO_4	0,01	9, 15	**12,0**	8	16,01	96, 90	**93,0**	2	4,92
3697	Kalilauge	0,01	61, 22	**41,5**	8	17,16	98, 95	**96,5**	2	4,66
3705	Diastase 0,1 %	—	7, 13	**10,0**	9	14,28	97, 94	**95,5**	2	4,49
3706	Traubenzucker	0,01	16, 12	**14,0**	8	14,97	91, 92	**91,5**	2	4,78

kaum fehlgehen, wenn wir einmal Unterschiede der Herkunft — es handelte sich um ganz verschiedene Linien von *Oenothera* bei den Ernten der Jahre 1911 und 1912 — weiter aber vor allem Unterschiede der Nachreife zur Erklärung heranziehen. Für die Bedeutsamkeit der letzteren sprechen vor allem Beobachtungen von Kinzel, der mit nicht vollgereiftem Material ungleich bessere Keimungen erzielte als mit voll gereiftem[1]).

Was die Wirksamkeit des Lichtes, Temperaturwechsels sowie der Einwirkung der Nährlösung und Lösungen chemischer Stoffe anbetrifft, so stimmen die Ergebnisse mit den früheren Feststellungen in der Hauptsache überein, wenn sich auch, wie eben erwähnt, in der Höhe der absoluten Keimprozente gewisse Verschiedenheiten bemerkbar machen. Nährlösung wirkt keimungsauslösend, ebenso Salpetersäure und Nitrate; besonders hohe Keimprozente wurden wieder durch Nitrite erzielt. Von Ammoniaksalzen wurde bei Ammoniumnitrat und Ammoniumchlorid eine keimungsauslösende Wirkung beobachtet, dagegen nicht auf Ammoniumkarbonat; doch besteht die Möglichkeit, daß bei der letzteren die angewandte Konzentration eine zu hohe war, um eine etwaige keimungsauslösende Wirkung dieses Stoffes hervortreten zu lassen.

Von N-freien Säuren und Salzen wirkten die in der Nährlösung enthaltenen $MgSO_4$ und KH_2PO_4 nicht keimungsauslösend, ebenso $CaCl_2$, $MgCl_2$ und Schwefelsäure. Auch Salzsäure läßt in der angewandten Konzentration keine oder fast keine keimungsauslösende Wirkung hervortreten, während bei den hier zum ersten Mal untersuchten NaCl und Kalilauge eine gewisse Steigerung der Keimprozente beobachtet wurde. Als einziges Enzym kam Diastase zur Anwendung; sie blieb wirkungslos; ebenso vermochte Traubenzucker keine Keimungen auszulösen.

Die Ergebnisse der Versuche vom 25. September stimmen also mit den früheren dahin überein, daß den N-haltigen Stoffen eine besondere keimungsauslösende Wirksamkeit zukommt; abweichend ist vor allem die Beobachtung, daß auch einige N-freie Stoffe bis zu einem gewissen Grade keimungsauslösend wirkten.

Im Hinblick auf die so überaus deutliche keimungsauslösende Wirkung der N-haltigen Stoffe gegenüber der Wirkungslosigkeit der meisten N-freien Stoffe bin ich geneigt, die Beobachtung

---

1) Kinzel, a. a. O.

von der keimungsauslösenden Wirkung der eben erwähnten N-freien Stoffe auf Versuchsfehler irgend welcher Art (z. B. unfreiwillige Verunreinigung der Schalen oder Unreinheit der Chemikalien) zurückzuführen. Hierfür sprechen vor allem die starken Unterschiede der Keimprozente zwischen den entsprechenden Einzelversuchen: bei NaCl 21 und 41 %, bei Kalilauge sogar 61 und 22 %! Nachdem jedoch Lehmann und Ottenwälder neuerdings — die Lehmann-Ottenwälderschen Versuche sind später durchgeführt, aber früher veröffentlicht als meine Hamburger Untersuchungen — für eine andere Oenotherace, nämlich *Epilobium hirsutum*, eine keimungsauslösende Wirkung nicht nur gewisser Enzyme, sondern auch N-freier Stoffe (Salzsäure) festgestellt haben, ist der Gedanke immerhin nicht ganz von der Hand zu weisen, daß auch N-freie Stoffe auf *Oenothera biennis* in der gleichen Weise keimungsauslösend wirken könnten, wie N-haltige Stoffe[1]).

In dieser Hinsicht können erst weitere Untersuchungen Klarheit schaffen. Was im obigen eindeutig festgestellt ist, ist die Tatsache, daß die keimungsauslösende Wirkung der Knopschen Nährlösung sich auch bei *Oenothera biennis* auf die in ihr enthaltenen Nitrate zurückführen läßt, und daß ebenso wie bei *Ranunculus sceleratus* gerade N-haltigen Substanzen, Nitraten, Nitriten, Ammoniaksalzen eine besondere keimungsauslösende, d. h. Temperaturwirkung oder Lichtwirkung ersetzende Kraft zukommt.

IV. Versuche mit *Chloris ciliata.*

A. Die Ergebnisse meiner früheren Versuche über die Lichtkeimung von *Chloris ciliata* und die keimungsauslösende Wirkung Knopscher Nährlösung.

In ausführlichen Untersuchungen habe ich in den Jahren 1909 bis 1911 die komplizierten Keimungsverhältnisse der südamerikanischen Graminee *Chloris ciliata* dargelegt[2]). Für die folgenden Aus-

1) E. Lehmann und A. Ottenwälder, Über katalytische Wirkung des Lichtes bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. Zeitschr. f. Bot., V, 1913, S. 337.

Was übrigens die von diesen Autoren festgestellte keimungsauslösende Wirkung von proteolytischen Enzymen anbetrifft, so habe ich diese Wirkung in wenigen von mir neuerdings mit der gleichen Versuchspflanze *(Epilobium hirsutum)* durchgeführten Versuchen nicht bestätigt gefunden.

2) G. Gassner, Jahrb. Hamb. Wiss. Anst., XXIX, 1911.

führungen genügt es, nur die Versuche mit entspelzten Körnern zu berücksichtigen und von den früher erhaltenen Ergebnissen die folgenden hier anzuführen:

1. Auch die entspelzten Körner von *Chloris ciliata* werden durch Lichtwirkung in der Keimung außerordentlich beeinflußt, wobei einerseits innere Momente (Nachreifevorgänge), andererseits äußere Faktoren in mannigfacher Weise das Keimungsergebnis mitbestimmen.

2. Insbesondere ist die Lichtwirkung in hohem Maße von der Temperatur abhängig, indem „das Licht nur bei höheren Temperaturen (z. B. 33/34°) die Keimung befördert, bei Temperaturen von etwas über 20° indifferent ist und bei Temperaturen darunter sogar die Keimung hemmt“[1]).

3. Die keimungsauslösende Wirknng des Lichtes läßt sich in vollem Umfange durch Knopsche Nährlösung ersetzen, welche die unter bestimmten Temperaturverhältnissen nur im Licht zur Keimung schreitenden Samen ohne weiteres auch in Dunkelheit keimen läßt.

4. Die Knopsche Nährlösung stellt also gewissermaßen einen Ersatz der Lichtwirkung dar. Die Übereinstimmung zwischen Lichtwirkung und Wirkung Knopscher Nährlösung ist jedoch keine vollständige; denn das Licht wirkt nur bei hohen Temperaturen (über 20°) keimungsauslösend, bei niederen (unter 20°) keimungshemmend; die Knopsche Nährlösung wirkt dagegen bei allen Temperaturen, d. h. sowohl über wie unter 20° keimungsauslösend. Dieser keimungsauslösende Einfluß Knopscher Nährlösung wurde für die Temperaturen 12°, 15/16°, 19°, 24°, 28°, 33/34° im einzelnen festgestellt. —

So weit war ich in meinen Untersuchungen des Jahres 1911 gekommen, als das mir zur Verfügung stehende Samenmaterial von *Chloris ciliata* aufgebraucht war. Der Frage, welche Komponenten der Nährlösung ihre keimungsauslösende Wirkung bestimmen, konnte

1) Wir haben es hier mit der gleichen Erscheinung zu tun, die 1912 von Baar (l. c.) für *Amarantus*-Samen u. a. ebenfalls festgestellt wurde. Wenn Baar die Frage offen läßt, ob „das Verhalten von *Chloris ciliata* als Analogon zum Verhalten der Samen von *Amarantus*, *Physalis*, *Clematis* hinzustellen ist“, so muß ich demgegenüber diese Frage unbedingt bejahen. Die Stellungnahme Baars basiert auf der Annahme, es sei „in den Versuchen von Gassner nicht sichergestellt, ob das Licht spezifisch durch die leuchtenden Strahlen wirkt“; diese Annahme ist, wie ich bereits weiter oben ausführte, durchaus irrig.

daher nicht mehr näher getreten werden, jedoch sprach ich bereits 1911 die Hoffnung aus, „dies im kommenden Jahr, nach Empfang einer neuen Samensendung aus Südamerika tun zu können“.

B. Neue Versuche über die keimungsauslösende Wirkung Knopscher Nährlösung.

Die erbetene Zusendung neuen Samenmaterials von *Chloris ciliata* erfolgte zu Beginn des Jahres 1912; die erste Sendung, die Ende März 1912 in Sayago bei Montevideo geerntet war, kam Ende April an; die zweite größere Sendung war Ende April ebendaselbst geerntet und gelangte am 25. Mai in meine Hände. Das im April bezw. Mai 1912 erhaltene Material diente zu den folgenden Versuchen.

Beide Proben verhielten sich im Prinzip gleich, wenn sich auch in der absoluten Höhe der Keimprozente gewisse Unterschiede bemerkbar machten. Daß sich zu verschiedenen Zeiten, also unter verschiedenen äußeren Verhältnissen geerntetes Material nicht immer genau gleich verhält, dürfte jedem, der sich mit Keimversuchen beschäftigt hat, bekannt sein, und wird auch für die Samen anderer Pflanzen berichtet[1]).

Eine Nachprüfung der früheren Untersuchungen mit dem 1912 erhaltenen Material führte zu einer völligen Bestätigung der früher gefundenen und schon veröffentlichten Gesetzmäßigkeiten der Keimung von *Chloris ciliata:* Nachreife, Spelzenfunktion, Sauerstoffmangel, Temperatur, Belichtung, Nährlösung waren genau in dem gleichen Sinne wirksam, wie ich das in meinen früheren Veröffentlichungen ausführlich dargelegt habe.

Im folgenden interessieren hier nur die Versuche über die keimungsauslösende Wirkung der Knopschen Nährlösung. Um eine etwaige störende Nebenwirkung der Spelzenfunktion auszuschalten — es ist früher ausführlich gezeigt, daß die Spelzen den Sauerstoffzutritt erschweren und so die Frage der Lichtkeimung und der Wirkung der Temperatur auf den Keimungsverlauf ganz wesentlich beeinflussen —, wurden alle im folgenden mitgeteilten Versuche mit **entspelzten Körnern** durchgeführt.

Entspelzte Körner von *Chloris ciliata* werden in dem bereits oben erwähnten Sinne sowohl durch Licht wie durch Nährlösung

1) Vgl. z. B. Kinzel, a. a. O.

Tabelle 19. Versuche in Dunkelheit bei konstanter Temperatur von 33°.

Samen auf Fließpapier mit dest. Wasser, mit Nährlösung und mit Lösung verschiedener Stoffe.

Versuchsbeginn: 10. Mai 1912, Versuchsschluß: 20. Mai 1912.

Zahl der Samen in jedem Versuch: 2   50.

Versuchs-Nr.	Substrat	Mol.-Konzentration	Keimprozente	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage	Versuchs-Nr.	Substrat	Mol.-Konzentration	Keimprozente	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit Tage
3413, 1 a, b	dest. Wasser	—	**2**	2,00	3416, 4 a, b	Salpetersäure	0,01	**28**	1,52
3413, 2 a, b	starke Nährlösung	—	**42**	1,38	3 a, b	"	0,05	**44**	1,87
3 a, b	schwache Nährlösung	—	**40**	1,52	2 a, b	"	0,1	**8**	1,80
3407, 4 a, b	KNO_3	0,01	**25**	1,27	1 a, b	"	0,2	**0**	∞
3 a, b	"	0,05	**36**	1,58	3414, 4 a, b	NH_4Cl	0,01	**14**	1,25
2 a, b	"	0,1	**42**	1,47	3 a, b	"	0,05	**22**	6,72
1 a, b	"	0,2	**25**	1,85	2 a, b	"	0,1	**11**	7,83
3415, 4 a, b	$NaNO_3$	0,01	**34**	1,46	1 a, b	"	0,2	**0**	∞
3 a, b	"	0,05	**54**	1,43	3410, 4 a, b	KH_2PO_4	0,01	**2**	2,00
2 a, b	"	0,1	**32**	1,84	3 a, b	"	0,05	**3**	1,67
1 a, b	"	0,2	**17**	2,68	2 a, b	"	0,1	**1**	2,00
3408, 4 a, b	$Mg(NO_3)_2$	0,01	**37**	1,56	1 a, b	"	0,2	**0**	∞
3 a, b	"	0,05	**38**	2,51	3411, 4 a, b	$MgSO_4$	0,01	**2**	1,50
2 a, b	"	0,1	**21**	4,82	3 a, b	"	0,05	**4**	2,00
1 a, b	"	0,2	**0**	∞	2 a, b	"	0,1	**1**	4,00
3406, 4 a, b	$Ca(NO_3)_2$	0,01	**46**	1,46	1 a, b	"	0,2	**2**	3,00
3 a, b	"	0,05	**41**	2,09	3412, 4 a, b	$CaCl_2$	0,01	**3**	1,67
2 a, b	"	0,1	**17**	2,47	3 a, b	"	0,05	**1**	1,00
1 a, b	"	0,2	**0**	∞	2 a, b	"	0,1	**2**	1,50
3409, 4 a, b	$(NH_4)NO_3$	0,01	**35**	2,16	1 a, b	"	0,2	**1**	2,00
3 a, b	"	0,05	**55**	3,63					
2 a, b	"	0,1	**43**	7,48					
1 a, b	"	0,2	**0**	∞					

in der Keimung gefördert. Es handelte sich daher zunächst wieder um die Frage, ob die Nährlösung als solche wirkt, oder aber, ob einzelne Komponenten ihre keimungsauslösende Wirkung bedingen. Der nebenstehende, am 10. Mai begonnene Versuch ist mit der ersten Sendung (Ernte März 1912) durchgeführt und enthält die Beantwortung der vorstehenden Frage.

Aus den in Tabelle 19 zusammengestellten Versuchsserien ergibt sich, daß genau wie bei *Ranunculus sceleratus* und bei *Oenothera biennis* nicht die Nährlösung als solche, sondern nur bestimmte Komponenten keimungsauslösend wirken, und daß genau wie bei den früher besprochenen Samen, die N-haltigen Salze die keimungsauslösende Wirkung der Nährlösung bedingen. Die vorstehende Tabelle enthält ferner Versuche mit Salpetersäure, mit einigen anderen salpetersauren Salzen ($NaNO_3$, $Mg[NO_3]_2$, $[NH_4]NO_3$), sowie mit Ammoniumchlorid; alle diese N-haltigen Stoffe wirken keimungsauslösend, am schwächsten Ammoniumchlorid. Nicht keimungsauslösend wirken dagegen die 3 untersuchten N-freien Salze: KH_2PO_4, $MgSO_4$, $CaCl_2$.

Damit ist also, was die Frage nach den wirksamen Momenten der Knopschen Nährlösung anbetrifft, eine weitgehende Übereinstimmung mit den früheren, an anderen Samen gemachten Feststellungen gewonnen. Eine eingehendere Besprechung der in Tabelle 19 enthaltenen Ergebnisse dürfte sich erübrigen; es genüge der Hinweis auf die früheren Ausführungen, daß die Wirkung eines bestimmten Stoffes auch von der Konzentration abhängig ist, indem sich beim Überschreiten einer bestimmten Konzentration Schädigungen, zunächst in Form einer Heraufsetzung der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit, bei noch weiter gehender Steigerung der Konzentration auch in einer Herabdrückung der Keimprozente bemerkbar machen.

C. Die Bestimmung des oberen und unteren Schwellenwertes der Konzentration keimungsauslösender Stoffe.

Zur Untersuchung derjenigen Konzentrationsgrenzen, unterhalb deren eine keimungsauslösende Wirkung eines bestimmten Stoffes nicht mehr eintritt, bezw. oberhalb deren die schädigende Wirkung dieses Stoffes so groß wird, daß die bei geringerer Konzentration zutage tretende keimungsauslösende Wirkung verdeckt wird, sind

naturgemäß ziemlich umfangreiche Versuchsreihen nötig. Zu solchen eignen sich aus rein praktischen Gründen *Ranunculus sceleratus* und *Oenothera biennis* nicht in dem gleichen Maße wie *Chloris ciliata*: einmal deswegen nicht, weil bei den ersteren zweckmäßigerweise Temperaturschwankungen zur Anwendung gebracht werden, womit die Versuche umständlich werden, weiter aber deswegen nicht, weil der Keimungsverlauf ein ziemlich langsamer ist, womit ebenfalls gewisse Unbequemlichkeiten, vor allem durch das wegen der Gefahr der Verschimmelung notwendige Umlegen der Samen in neue Schalen, verbunden sind. Beide Momente fallen für die entspelzten Körner von *Chloris ciliata* fort; diese keimen einmal bei konstanten Temperaturen, zweitens aber, wie auch die obige Mitteilung der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeiten zeigt, sehr schnell, so daß die Versuche rasch und meist ohne Gefahr einer vorzeitigen Verschimmelung durchgeführt werden können.

Die folgenden Versuche sind mit der zweiten, im Frühjahr 1912 erhaltenen Sendung (Ernte April 1912) durchgeführt. Da sich in dem obigen in Tabelle 19 wiedergegebenen Versuch vom 20. Mai relativ geringe Keimprozente ergeben hatten, was auf mangelnde Nachreife der Samen zurückzuführen sein dürfte, so wurde die Nachreife des zu den folgenden Versuchen verwendeten Materials zunächst durch eintägiges Vortrocknen bei 70° künstlich etwas beschleunigt; von einer längeren Vortrocknung wurde abgesehen, weil die Nachreife dann so stark beschleunigt worden wäre, daß die Samen auch in destilliertem Wasser und in Dunkelheit voll ausgekeimt wären. In bezug auf die Beschleunigung der Nachreifevorgänge von *Chloris ciliata* durch Vortrocknen bei höhere Temperaturen (70—75°) sei auf meine früheren Veröffentlichungen verwiesen.

Die in den Tabellen 20a und 20b zusammengestellten Versuchsreihen sind am 18. bezw. 26. Juli 1912 angesetzt, also nicht ganz gleichzeitig. Gewisse Unterschiede in der Höhe der erhaltenen Keimprozente sind sichtlich auf diese Ungleichmäßigkeit zurückzuführen, indem die am 26. Juli ausgelegten Samen anscheinend bereits etwas mehr nachgereift waren und darum höhere Keimprozente zeigten als die am 18. Juli ins Keimbett gebrachten. Die Unterschiede sind jedoch geringe, so daß beide Versuchsreihen untereinander vergleichbar sind.

Bei den im folgenden wiedergegebenen Versuchen vom Juli 1912 zeigten sich ferner in einigen Versuchsreihen in nicht unwesentlichem Maße „krankhafte“ Keimungen, d. h. solche, bei denen der Keimprozeß wohl eingeleitet wurde, jedoch anormal verlief,

indem beim Hervorstoßen des Würzelchens oder Keimblattes irgendwelche Störungen eintraten, wodurch eigenartige Verkrümmungen oder auch völliges Zurückbleiben der einzelnen Teile, insbesondere des Würzelchens bedingt wurden. Es hätte die folgende Tabelle zu unübersichtlich gemacht, wenn diese Fälle oder auch nur die genauen Prozentsätze der krankhaften Keimungen im einzelnen angeführt worden wären. Ich habe daher den Ausweg gewählt, das Vorhandensein derartiger krankhafter Keimungen durch das Zeichen + und ++ anzudeuten; und zwar bedeutet das Zeichen +, daß 2—10%, das Zeichen ++, daß mehr als 10% der Samen „krankhaft“ keimten. Das etwaige Vorhandensein von weniger als 2% krankhafter Keimlinge wurde nicht angeführt, es kann im Hinblick auf die im allgemeinen erzielten hohen Keimprozente als unwesentlich vernachlässigt werden.

Vergleichen wir die auf den verschiedenen Lösungen erhaltenen Keimprozente mit den auf destilliertem Wasser eingetretenen Keimungen, so ergibt sich eine keimungsauslösende Wirkung für folgende Stoffe: Salpetersäure und sämtliche untersuchten Nitrate, nämlich KNO_3, $NaNO_3$, $Mg(NO_3)_2$, $Ca(NO_3)_2$, $(NH_4)NO_3$, ferner für sämtliche untersuchten Nitrite: KNO_2, $NaNO_2$, $Mg(NO_2)_2$, $Ca(NO_2)_2$. — Ammoniumchlorid, Ammoniumkarbonat und Harnstoff wirken ebenfalls keimungsauslösend, jedoch sichtlich schwächer als die Nitrate und Nitrite; nicht keimungsauslösend wirkten wieder $MgSO_4$, KH_2PO_4 und $CaCl_2$.

Die in Tabelle 20a und 20b wiedergegebenen Versuchsdaten enthalten zwei nebeneinander aufgeführte Versuchsreihen, deren Ergebnisse im Prinzip übereinstimmen, wenn auch infolge der verschieden gewählten Temperaturen sich gewisse Unterschiede, vor allem in der Höhe der Keimprozente bemerkbar machen. In den links stehenden Versuchen wurden die ins Keimbett ausgelegten Samen sofort in den Thermostaten 33° gestellt und dauernd hier gehalten, bei den rechts stehenden Versuchsreihen waren die in der gleichen Weise mit Lösung und Samen beschickten Schalen zuerst 10 Tage bei 12° gehalten, in welcher Zeit Keimungen nicht erfolgten, und wurden dann in den Thermostaten 33° umgestellt.

Der in Tabelle 20 dargestellte Versuch war, wie oben ausgeführt, im besonderen zur Feststellung des oberen und unteren Schwellenwertes keimungsauslösender Stoffe angesetzt; hierauf sei im folgenden eingegangen und mit der Besprechung der links stehenden Versuchsreihen (Samen sofort und dauernd 33°) begonnen.

Tabelle 20a. Versuche in Dunkelheit.

Zahl der Samen in jeder einzelnen Versuchsreihe bei Nr. 3516 u. 3517 je 3 × 100, sonst je 2 × 100.
Versuchsbeginn: 18. VII. 12. — Versuchsdauer: bei den geraden Versuchsnummern 10 Tage, bei den ungeraden Versuchsnummern 10 + 10 = 20 Tage.

Substrat	Mol.-Konzentration	sofort dauernd 33°				zuerst 10 Tage bei 12°, dann dauernd 33°			
		Versuchs-Nr.	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit	Versuchs-Nr.	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit
dest. Wasser . . .	—	3516, 1a—c	22, 34, 29	**28,3**	2,60	3517, 1a—c	7, 13+, 11+	**10,3+**	(10 +) 3,06
KNO_3	0,00001	3502, 5a, b	31, 24	**27,5**	2,38	3503, 5a, b	8, 15	**11,5**	(10 +) 3,05
„	0,0001	4a, b	29, 25	**27,0**	2,31	4a, b	10, 18	**14,0**	(10 +) 2,78
„	0,001	3a, b	57, 49	**53,0**	2,57	3a, b	23, 16+	**19,5**	(10 +) 2,67
„	0,005	3504, 3a, b	78, 78	**78,0**	2,19	3505, 3a, b	62, 55+	**58,5+**	(10 +) 1,62
„	0,01	3502, 2a, b	75, 81	**78,0**	2,18	3503, 2a, b	64+, 66+	**65,0+**	(10 +) 1,64
„	0,05	3504, 2a, b	80, 77	**78,5**	2,53	3505, 2a, b	65+, 47+	**56,0+**	(10 +) 2,14
„	0,1	3502, 1a, b	51, 51	**51,0**	2,76	3503, 1a, b	23, 25+	**24,0**	(10 +) 2,07
„	0,2	3504, 1a, b	23, 22	**22,5**	3,42	3505, 1a, b	0, 1	**0,5**	(10 +) 3,00
KNO_2	0,00001	3506, 5a, b	16, 26	**21,0**	2,65	3507, 5a, b	5, 13+	**9,0+**	(10 +) 3,14
„	0,0001	4a, b	31, 27	**29,0**	2,22	4a, b	14+, 9	**11,5+**	(10 +) 2,28
„	0,001	3a, b	46, 50	**48,0**	2,33	3a, b	16+, 14+	**15,0+**	(10 +) 2,13
„	0,005	3508, 3a, b	67+, 72	**69,5+**	2,33	3509, 3a, b	51++, 47+	**49,0+**	(10 +) 2,09
„	0,01	3506, 2a, b	78, 69	**73,5**	2,72	3507, 2a, b	50+, 42+	**46,0+**	(10 +) 2,64
„	0,05	3508, 2a, b	41++, 19+	**30,0++**	5,13	3509, 2a, b	2, 13+	**7,5+**	(10 +) 3,57
„	0,1	3506, 1a, b	1, 0	**0,5**	5,00	3507, 1a, b	0, 1	**0,5**	(10 +) 6,00
„	0,2	3508, 1a, b	0, 0	**0**	∞	3509, 1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞

$MgSO_4$	0,0001	3510, 4a, b	22, 28	**25,0**	2,52	3511, 4a, b	12, 8	**10,0**	(10 +) 2,89
"	0,001	3a, b	21, 33	**27,0**	2,45	3a, b	11, 8	**9,5**	(10 +) 2,50
"	0,01	2a, b	26, 23+	**24,5**	3,02	2a, b	10, 14+	**12,0+**	(10 +) 3,13
"	0,1	1a, b	15, 16	**15,5**	3,40	1a, b	4+, 12+	**8,0+**	(10 +) 2,68
KH_2PO_4	0,0001	3514, 4a, b	18, 23	**20,5**	2,53	3515, 4a, b	13, 18+	**15,5**	(10 +) 2,74
"	0,001	3a, b	29, 29	**29,0**	2,55	3a, b	8, 11+	**9,5+**	(10 +) 3,08
"	0,01	2a, b	25, 37	**31,0**	2,86	2a, b	14+, 8+	**11,0+**	(10 +) 3,13
"	0,1	1a, b	3, 8	**5,5**	5,03	1a, b	2, 0	**1,0**	(10 +) 4,50
$CaCl_2$	0,0001	3512, 4a, b	32, 19	**25,5**	2,39	3513, 4a, b	9, 11	**10,0**	(10 +) 2,60
"	0,001	3a, b	22, 25	**23,5**	2,55	3a, b	12, 11	**11,5**	(10 +) 2,98
"	0,01	2a, b	27, 26	**26,5**	2,40	2a, b	10+, 15	**12,5+**	(10 +) 3,54
"	0,1	1a, b	10, 11	**10,5**	4,12	1a, b	6, 14+	**10,0+**	(10 +) 4,50

Tabelle 20b. Versuche in Dunkelheit.

Zahl der Samen in jeder einzelnen Versuchsreihe bei Nr. 3562 u. 3563 je 3 × 100, sonst je 2 · 100.
Versuchsbeginn: 26. VII. 12. — Versuchsdauer: bei den geraden Versuchsnummern 10 Tage,
bei den ungeraden Versuchsnummern 10 + 10 = 20 Tage.

Substrat	Mol.-Konzentration	sofort dauernd 33°				zuerst 10 Tage bei 12°, dann dauernd 33°			
		Versuchs-Nr.	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit	Versuchs-Nr.	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit
dest. Wasser . . .	—	3562, 1a—c	42, 30, 44	**38,7**	2,35	3563, 1a—c	9, 12+, 12	**11,0**	(10 +) 2,55
$NaNO_3$	0,00001	3542, 5a, b	38, 37	**37,5**	2,13	3543, 5a, b	9, 9	**9,0**	(10 +) 2,32
"	0,0001	4a, b	42, 39	**40,5**	2,21	4a, b	11, 15	**13,0**	(10 +) 2,49
"	0,001	3a, b	70, 63	**66,5**	1,81	3a, b	47+, 30+	**38,5+**	(10 +) 2,14
"	0,005	3544, 3a, b	83, 75+	**79,0+**	2,03	3545, 3a, b	67, 74	**70,5**	(10 +) 1,79

Substrat	Mol.-Konzentration	sofort dauernd 33°				zuerst 10 Tage bei 12°, dann dauernd 33°			
		Versuchs-Nr.	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit	Versuchs-Nr.	Keimprozente der einzelnen Schalen	Keimprozente im Durchschnitt	Durchschnittl. Keimgeschwindigkeit
$NaNO_3$	0,01	3542, 2a, b	83, 77	**80,0**	2,07	3543, 2a, b	70+, 75	**73,0+**	(10 +) 1,70
"	0,05	3544, 2a, b	77++, 84+	**80,5+**	2,26	3545, 2a, b	63+, 64+	**63,5+**	(10 +) 2,35
"	0,1	3542, 1a, b	67+, 70	**68,5+**	2,47	3543, 1a, b	38, 46	**42,0**	(10 +) 3,60
"	0,2	3544, 1a, b	31++, 36+	**33,5++**	4,06	3545, 1a, b	2, 4	**3,0**	(10 +) 3,67
$Mg(NO_3)_2$ . . .	0,00001	3534, 5a, b	37, 42	**39,5**	2,06	3535, 5a, b	10, 15+	**12,5+**	(10 +) 2,84
" . . .	0,0001	4a, b	49, 50	**49,5**	2,25	4a, b	13, 16	**14,5**	(10 +) 2,20
" . . .	0,001	3a, b	75, 71	**73,0**	2,02	3a, b	39, 45	**42,0**	(10 +) 1,85
" . . .	0,005	3536, 3a, b	90+, 81+	**85,5+**	2,17	3537, 3a, b	64, 55+	**59,5+**	(10 +) 1,77
" . . .	0,01	3534, 2a, b	75+, 71	**73,0+**	2,21	3535, 2a, b	63, 70	**66,5**	(10 +) 1,63
" . . .	0,05	3536, 2a, b	63+, 62+	**62,5+**	2,61	3537, 2a, b	41, 45+	**43,0**	(10 +) 2,42
" . . .	0,1	3534, 1a, b	37+, 24+	**30,5+**	3,97	3535, 1a, b	10, 7	**8,5**	(10 +) 3,03
" . . .	0,2	3536, 1a, b	0, 1	**0,5**	5,00	3537, 1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞
$Ca(NO_3)_2$ . . .	0,00001	3538, 5a, b	34, 40	**37,0**	2,16	3539, 5a, b	9, 12+	**10,5**	(10 +) 2,44
" . . .	0,0001	4a, b	60, 61	**60,5**	2,13	4a, b	18+, 22+	**20,0+**	(10 +) 2,30
" . . .	0,001	3a, b	70, 67	**68,5**	2,06	3a, b	70+, 52+	**61,0+**	(10 +) 2,01
" . . .	0,005	3540, 3a, b	73, 79	**76,0**	2,08	3541, 3a, b	62, 72+	**67,0**	(10 +) 1,69
" . . .	0,01	3538, 2a, b	88, 76	**82,0**	2,07	3539, 2a, b	66+, 64+	**65,0+**	(10 +) 1,73
" . . .	0,05	3540, 2a, b	69+, 64+	**66,5+**	2,41	3541, 2a, b	38, 44	**41,0**	(10 +) 2,35
" . . .	0,1	3538, 1a, b	48+, 44+	**46,0+**	3,32	3539, 1a, b	12+, 12	**12,0**	(10 +) 2,84
" . . .	0,2	3540, 1a, b	10+, 20++	**15,0++**	6,23	3541, 1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞

$(NH_4)NO_3$ . . .	0,001	3556,	3a, b	81, 79	**80,0**	1,84	3557,	3a, b	64+, 64	**64,0+**	(10 +) 1,77
„ . . .	0,01		2a, b	88++, 86+	**87,0++**	2,22		2a, b	72+, 77	**74,5+**	(10 +) 1,78
„ . . .	0,1		1a, b	15++, 8+	**11,5+**	5,46		1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞
Salpetersäure . .	0,001	3546,	3a, b	77, 73+	**75,0**	2,09	3547,	3a, b	26, 23	**24,5**	(10 +) 2,07
„ . .	0,01		2a, b	87, 84	**85,5**	1,91		2a, b	58, 70+	**64,0+**	(10 +) 1,71
„ . .	0,1		1a, b	0, 0	**0**	∞		1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞
$NaNO_2$	0,001	3552,	3a, b	56, 75	**65,5**	2,00	3553,	3a, b	25, 16	**20,5**	(10 +) 1,87
„	0,01		2a, b	71, 85+	**78,0+**	2,34		2a, b	39+, 44+	**41,5**	(10 +) 2,36
„	0,1		1a, b	2, 1	**1,5**	6,00		1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞
$Mg(NO_2)_2$ . . .	0,001	3548,	3a, b	76+, 71+	**73,5+**	2,21	3549,	3a, b	30, 33+	**31,5**	(10 +) 2,05
„ . . .	0,01		2a, b	20++, 20++	**20,0++**	4,74		2a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞
„ . . .	0,1		1a, b	0, 0	**0**	∞		1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞
$Ca(NO_2)_2$ . . .	0,001	3550,	3a, b	60+, 63	**61,5+**	2,16	3551,	3a, b	28, 38	**33,0**	(10 +) 2,16
„ . . .	0,01		2a, b	47++, 52++	**49,5++**	3,59		2a, b	23++, 16++	**19,5++**	(10 +) 3,48
„ . . .	0,1		1a, b	0, 0	**0**	∞		1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞
NH_4Cl	0,001	3558,	3a, b	57, 62	**59,5**	2,02	3559,	3a, b	22+, 20	**21,0+**	(10 +) 2,64
„	0,01		2a, b	53, 55+	**54,0+**	2,55		2a, b	44+, 38	**41,0**	(10 +) 2,32
„	0,1		1a, b	14+, 19+	**16,5+**	5,55		1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞
Ammoniumkarbonat	0,001	3560,	3a, b	41, 51	**46,0**	2,35	3561,	3a, b	21, 23	**22,0**	(10 +) 2,22
„	0,01		2a, b	32++, 28++	**30,0++**	4,67		2a, b	17, 20	**18,5**	(10 +) 3,22
„	0,1		1a, b	0, 0	**0**	∞		1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞
Harnstoff . . .	0,001	3554,	3a, b	49, 59	**54,0**	2,25	3555,	3a, b	22+, 21	**21,5+**	(10 +) 2,15
„ . . .	0,01		2a, b	56++, 48++	**52,0++**	2,99		2a, b	45+, 28+	**36,5+**	(10 +) 2,77
„ . . .	0,1		1a, b	40++, 30++	**35,0++**	4,11		1a, b	0, 0	**0**	(10 +) ∞

Am ausführlichsten sind die Versuche mit KNO_3, $NaNO_3$, $Mg(NO_3)_2$, $Ca(NO_3)_2$ und KNO_2. Alle diese N-Salze wirken keimungsauslösend; ein Vergleich mit den Parallelversuchen auf destilliertem Wasser ergibt folgende untere Schwellenwerte:

KNO_3: 0,0001 mol. noch nicht, 0,001 deutlich keimungsauslösend,
$NaNO_3$: 0,0001 kaum, 0,001 deutlich keimungsauslösend,
$Mg(NO_3)_2$: 0,00001 noch nicht, 0,0001 schwach, 0,001 deutlich keimungsauslösend,
$Ca(NO_3)_2$: 0,00001 noch nicht, 0,0001 deutlich keimungsauslösend,
KNO_2: 0,0001 noch nicht, 0,001 deutlich keimungsauslösend.

Also sehr geringe Konzentrationen: 0,0001 bezw. 0,001 mol. wirken bereits deutlich keimungsauslösend; die maximalen Prozente werden allerdings erst durch höhere Konzentrationen erzielt.

Auffallend ist, daß $Mg(NO_3)_2$ und $Ca(NO_3)_2$ in schwächeren Konzentrationen keimungsauslösend wirken als KNO_3 und $NaNO_3$. Dies Ergebnis wird verständlich, wenn wir bedenken, daß nach allen bisherigen Feststellungen dem Element N die keimungsauslösende Wirkung zukommt, und daß auf $2(NO_3)$ bei Magnesium- und Kalziumnitrat nur $1(NO_3)$ bei Kalium- und Natriumnitrat entfällt.

Mit den übrigen keimungsauslösenden Stoffen wurden Versuche mit Konzentrationen unter 0,001 nicht durchgeführt; diese Konzentration wirkte bei allen keimungsauslösenden Stoffen, Salpetersäure, Nitraten, Nitriten, Ammoniumsalzen, Harnstoff noch keimungsauslösend, wobei nochmals darauf hingewiesen sei, daß die zuletzt genannten Stoffe überhaupt nur in unbedeutendem Maß keimungsauslösend wirken. Auf jeden Fall ist also festgestellt, daß ganz allgemein sehr geringe Konzentrationen, nämlich solche von 1/1000 mol. bereits keimungsauslösend wirken.

Nach der Bestimmung dieses unteren Schwellenwertes sei der Frage nähergetreten, bei welcher oberen Konzentration die gleichzeitige Schädigungswirkung eines bestimmten Stoffes so groß wird, daß die keimungsauslösende Wirkung beeinträchtigt bezw. verdeckt wird.

In dieser Hinsicht gibt uns neben der Höhe der Keimprozente auch die Keimgeschwindigkeit wertvolle Aufschlüsse, indem eine mit steigender Konzentration einsetzende Schädigung sich zunächst nicht in einer Herabsetzung der Keimprozente, sondern in einer Verlangsamung der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit kenntlich macht. Dementsprechend seien zur Feststellung der Beeinträchtigung der keimungsauslösenden Wirkung durch zu hohe Konzen-

trationen nicht nur die Höhe der Keimprozente, sondern auch die durchschnittliche Keimgeschwindigkeit herangezogen.

Die in Tabelle 20 enthaltenen Ergebnisse lassen sich in der folgenden Weise übersichtlich zusammenstellen, wobei zunächst auch hier nur die Versuche der linken Spalte (Samen sofort und dauernd 33 °) berücksichtigt seien.

Nehmen wir den Keimungsverlauf auf destilliertem Wasser als Maßstab, so liegen diejenigen Konzentrationen, unterhalb deren noch keine, oberhalb deren eine deutliche Verlangsamung der durchschnittlichen Keimgeschwindigkeit das Vorhandensein einer eingetretenen Schädigung nachweist, bei den verschiedenen Stoffen in verschiedener Höhe, nämlich bei

KNO_3	zwischen	0,05	und	0,1	mol.,
$NaNO_3$	"	0,05	"	0,1	"
$Mg(NO_3)_2$ . . .	"	0,01	"	0,05	"
$Ca(NO_3)_2$ . . .	dicht unter	0,05 mol.,			
NH_4NO_3 . . .	zwischen	0,01	und	0,1	"
HNO_3.	"	0,01	"	0,1	"
KNO_2	"	0,005	"	0,01	"
$NaNO_2$	etwa bei	0,01 mol.,			
$Mg(NO_2)_2$ . . .	zwischen	0,001	und	0,01	"
$Ca(NO_2)_2$ . . .	"	0,001	"	0,01	"
NH_4Cl	"	0,001	"	0,01	"
Ammoniumkarbonat	etwa bei	0,001 mol.,			
Harnstoff . . .	zwischen	0,001	und	0,01	"

In der gleichen Weise seien die Keimprozente auf den verschiedenen Lösungen mit denjenigen auf destilliertem Wasser verglichen: eine Herabdrückung der Keimprozente unter diejenigen auf destilliertem Wasser findet bei den verschiedenen Stoffen bei den folgenden Konzentrationen statt: bei

KNO_3	zwischen	0,1	und	0,2	mol.,
$NaNO_3$	"	0,1	"	0,2	"
$Mg(NO_3)_2$ . . .	"	0,05	"	0,1	"
$Ca(NO_3)_2$ . . .	"	0,1	"	0,2	"
NH_4NO_3 . . .	"	0,01	"	0,1	"
HNO_3	"	0,01	"	0,1	"
KNO_2	etwa bei	0,05 mol.,			
$NaNO_2$	zwischen	0,01	und	0,1	"
$Mg(NO_2)_2$ . . .	"	0,001	"	0,01	"
$Ca(NO_2)_2$ . . .	"	0,01	"	0,1	"
NH_4Cl	"	0,01	"	0,1	"
Ammoniumkarbonat	"	0,001	"	0,01	"
Harnstoff . . .	"	0,01	"	0,1	"

Die obere Grenzkonzentration. d. h. diejenige Konzentration, oberhalb deren die keimungsauslösende Wirkung eines bestimmten Stoffes nicht mehr oder nicht mehr rein zum Ausdruck kommt, liegt also bei den verschiedenen Stoffen verschieden; bei den Nitriten und Ammoniumsalzen, ebenso bei Salpetersäure und Harnstoff bedeutend tiefer als bei den Nitraten. Auch innerhalb dieser einzelnen Gruppen machen sich noch Unterschiede geltend; K- und Na-Salze wirken noch bei höheren Konzentrationen keimungsauslösend, also weniger giftig als Ca-Salze; diese wieder bei höheren als Mg-Salze, wie ein Vergleich der verschiedenen Nitrite bezw. Nitrate ergibt.

Es erscheint angebracht, bei dieser Gelegenheit auch das Verhalten der drei untersuchten N-freien und darum nicht keimungsauslösenden Salze $MgSO_4$, KH_2PO_4 und $CaCl_2$ kurz zu besprechen. Von den verschiedenen zur Einwirkung gebrachten Konzentrationen wirkt bei $MgSO_4$ eine solche von 0,001 mol. noch nicht, eine solche von 0,01 bereits deutlich keimungsverlangsamend; eine nennenswerte Herabsetzung der Keimprozente gegenüber destilliertem Wasser findet bei einer Konzentration von 0,1 statt, während 0,01 nur in sehr geringem Maße die Höhe der Keimprozente herabzusetzen scheint. Bei KH_2PO_4 liegen die entsprechenden Grenzwerte ähnlich, bei $CaCl_2$ wirkte erst eine Konzentration von 0,1, dagegen nicht eine solche von 0,01 mol. keimungsverlangsamend; eine Herabsetzung der Keimprozente findet bei 0,01 noch nicht, in nennenswertem Maße dagegen bei 0,1 statt.

Vergleichen wir diese Werte mit den entsprechenden Werten der keimungsauslösenden Stoffe, insbesondere der Nitrate, so ergibt sich, daß diese erst bei ungleich höheren Konzentrationen eine entsprechende Verlangsamung der Keimungsgeschwindigkeit bezw. Herabdrückung der Keimprozente hervortreten lassen. Man dürfte kaum fehlgehen, wenn man dies nicht auf eine geringere spezifische Giftigkeit der Nitrate gegenüber den untersuchten Magnesiumsulfat, Kaliumphosphat und Kalziumchlorid zurückführt, sondern darauf, daß bei den letzteren eine gleichzeitig sich betätigende keimungsauslösende Wirkung nicht vorliegt. Bei den Nitraten scheint die unzweifelhaft vorhandene keimungsauslösende Wirkung der Schädigungswirkung entgegenzuarbeiten. Auf jeden Fall ergibt sich der Schluß, daß bei der Beurteilung der Keimungsergebnisse durch Anwendung keimungsauslösender Stoffe keimungsauslösende Wirkung und etwaige Schädigungswirkung in gleicher Weise berücksichtigt werden.

Den bisherigen Betrachtungen sind die in der linken Hälfte der Tabelle 20 enthaltenen Versuchsreihen zugrunde gelegt, in denen die Samen sofort in 33 ° ausgelegt und hier gehalten wurden. Im Gegensatz dazu wurden außerdem gleichzeitig Versuche durchgeführt, in denen die Samen nach dem Auslegen ins Keimbett zuerst 10 Tage bei 12 ° gehalten und dann erst in den Thermostaten 33 ° umgestellt wurden. Diese Versuche sind in der rechten Hälfte der obigen Tabellen wiedergegeben.

Zur Beurteilung der Keimungsergebnisse unter diesen abweichenden Temperaturverhältnissen sei zunächst auf meine älteren Versuche verwiesen[1]). Der Temperaturwechsel als solcher, wie er durch das Umstellen der Samen von 12 ° in 33 ° bedingt wird, wirkt auf die entspelzten Körner von *Chloris ciliata* nicht keimungsauslösend, kann also vernachlässigt werden. Wohl dagegen muß die eigenartige Wirkung des Aufenthaltes der Samen bei 12 ° näher besprochen werden. Es hat sich nach meinen früheren Versuchen herausgestellt, daß ein vorübergehender Aufenthalt bei niederen Temperaturen die auf destilliertem Wasser zur Keimung ausgelegten Samen von *Chloris ciliata* in dem Sinne beeinflußt, daß sie lichtempfindlicher werden. Und zwar zeigt sich, daß etwaige, bei sofortigem Auslegen in 33 ° auch in Dunkelheit keimende Samen nach einem genügend langen Aufenthalt bei niederen Temperaturen so verwandelt sind, daß sie dann nur noch durch Belichtung bezw. durch Behandlung mit Nährlösung zur Keimung gebracht werden können. Ein vorübergehender Aufenthalt bei niederen Temperaturen macht also die Samen von *Chloris ciliata* wieder lichtempfindlich, soweit sie es infolge vorgeschrittener Nachreife nicht mehr sind. Werden die Samen nicht auf destilliertem Wasser, sondern auf Nährlösung im Keimbett bei niederen Temperaturen gehalten, so unterbleibt eine derartige Umwandlung oder Rückwandlung in lichtempfindliche Samen; diese keimen vielmehr, genügende Versuchsdauer vorausgesetzt, auch bei diesen niederen Temperaturen zum großen Teil aus, was sie auf destilliertem Wasser eben nicht tun.

In bezug auf weitere Einzelheiten sei auf meine früheren Veröffentlichungen verwiesen; die obigen Ausführungen waren nötig, um die in Tabelle 20 rechte Hälfte angeführten Versuche verständlich zu machen. Genau entsprechend den früheren Ergebnissen bewirkte der 10 tägige Aufenthalt bei 12 ° und auf destilliertem

---

1) Gassner, a. a. O., 1911.

Wasser eine Umwandlung der vorhandenen nicht lichtempfindlichen Samen in lichtempfindliche; da die Versuche in Dunkelheit durchgeführt wurden, so keimten diese Samen auf destilliertem Wasser nicht mehr aus, wenn die Keimungstemperatur auf 33° erhöht wurde. So erklärt sich das Sinken der Keimprozente von 28,3 bezw. 38.7 (bei sofort 33°) auf 10,3 bezw. 11%, bei vorhergehendem Aufenthalt bei 12° und dann erst erfolgendem Einstellen der Schalen in den dunklen Thermostaten von 33°.

Ähnlich wie auf destilliertem Wasser verhalten sich die Samen auf den nicht keimungsauslösenden Stoffen $MgSO_4$, KH_2PO_4, $CaCl_2$.

Bei den übrigen untersuchten Stoffen — es sind das die keimungsauslösenden — macht sich in ähnlicher Weise, wie ich das oben für die Nährlösung berichtet habe, eine Umwandlung in lichtempfindliche Samen nicht bemerkbar, bezw. wird durch die keimungsauslösende Wirkung der betr. Stoffe aufgehoben, falls geeignete Konzentrationen zur Anwendung gebracht werden. Die erzielten Keimprozente sind im übrigen bei den zuerst in 12° gehaltenen Samen nicht ganz so hoch als bei sofortigem Einstellen der Schalen in 33°, was zum Teil wenigstens sichtlich damit zusammenhängt, daß die untersuchten Lösungen eben nicht nur keimungsauslösend, sondern gleichzeitig auch schädigend einwirken. Sehr klar geht das für die Nitrite hervor, deren schädigende Wirkung bei vorhergehendem Aufenthalt der Samen bei 12° und damit Verlängerung der Versuchsdauer ungleich heftiger ist als dann, wenn die Samen sofort in den Thermostaten 33° eingestellt werden.

Die Wirkung der keimungsauslösenden Stoffe ist also nicht genau die gleiche, je nachdem die Samen sofort in 33° eingestellt oder zuerst bei 12° gehalten und dann in 33° umgestellt werden. Daraus folgt, daß bei der Bestimmung der Grenzkonzentrationen keimungsauslösender Stoffe die Temperaturverhältnisse mitberücksichtigt werden müssen. Es gilt das insbesondere für die obere Grenzkonzentration, die weniger durch den keimungsauslösenden Effekt als durch die gleichzeitige Schädigungswirkung des betr. Stoffes bedingt wird. Aber auch der untere Schwellenwert, unterhalb dessen also der betr. Stoff nicht mehr keimungsauslösend wirkt, scheint von der Höhe der Keimungstemperatur abhängig zu sein. Vor allem machen sich Unterschiede in der absoluten Höhe der erhaltenen Keimprozente auch hier bemerkbar, so daß die Temperaturverhältnisse auch in dieser Hinsicht Berücksichtigung verdienen.

Die für *Chloris ciliata* gewonnenen Grenzwerte mögen noch kurz mit den früheren Ergebnissen für *Ranunculus sceleratus* und *Oenothera biennis* verglichen werden. Für *Ranunculus sceleratus* (vgl. Tabelle 13) fehlen Versuche mit sehr schwachen Konzentrationen; da jedoch die geringste angewandte Konzentration von 0,01 mol. sehr deutlich keimungsauslösend wirkt, so dürfte der untere Schwellenwert wesentlich tiefer liegen, sich also dem für *Chloris ciliata* gefundenen nähern. Was die obere Grenze anbetrifft, oberhalb deren die gleichzeitige Schädigungswirkung die keimungsauslösende Wirkung eines bestimmten Stoffes beeinträchtigt bezw. verdeckt, so zeigt sich auch bei *Ranunculus sceleratus* die Tatsache, daß diese Grenze bei den Nitraten höher liegt als bei Salpetersäure, Nitriten und Ammoniaksalzen, ebenso wie auch die einzelnen Nitrate und Nitrite je nach ihren Basen verschieden wirken: Kalium- und Natriumsalze sichtlich weniger schädigend als die entsprechenden Kalzium- und Magnesiumsalze.

Für *Oenothera biennis* liegen, was die Bestimmung der unteren Grenzkonzentration anbetrifft, geeignetere Versuchsreihen vor als für *Ranunculus sceleratus*; diese Versuche (vgl. Tabelle 16—18) stehen mit den für *Chloris ciliata* gefundenen ebenfalls insoweit in Einklang, als, wenigstens zum großen Teil sehr geringe Konzentrationen (0,001, teilweise schon 0,0001 mol.) keimungsauslösend wirken. In entsprechender Weise lassen auch die oberen Grenzwerte eine gewisse Ähnlichkeit mit den für *Chloris ciliata* gefundenen Werten erkennen.

Übereinstimmungen liegen also unzweifelhaft vor. Es ist das um so bemerkenswerter, als wir es in den drei untersuchten Pflanzen mit Samen zu tun haben, deren Keimung, wie gezeigt worden ist, in so außerordentlich verschiedenem Maße von den Temperaturverhältnissen beeinflußt wird.

V. Zusammenfassung der Hauptergebnisse und Schlußwort.

Die Samen der drei im vorstehenden untersuchten Pflanzen *Ranunculus sceleratus*, *Oenothera biennis* und *Chloris ciliata* werden durch das Licht in der Keimung günstig beeinflußt. Bei *Ranunculus sceleratus* tritt die keimungsfördernde Wirkung des Lichtes nur bei gleichzeitiger Anwendung von Temperaturschwankungen zutage, die auch an sich bereits bis zu einem gewissen Grade keimungsauslösend wirken. Bei *Oenothera biennis* wirkt das Licht

auch bei konstanten Temperaturen keimungsauslösend, während gleichzeitig Temperaturschwankungen die Keimung ebenfalls günstig beeinflussen. Die entspelzten Körner von *Chloris ciliata* werden durch Temperaturschwankungen in der Keimung nicht gefördert; hier wirkt also das Licht ebenfalls bei konstanten Temperaturen keimungsauslösend, jedoch ist weiter zu berücksichtigen, daß diese keimungsfördernde Wirkung nur bei Temperaturen von ca. 20^0 an aufwärts vorliegt.

Ungeachtet der bei den einzelnen Samen verschiedenartigen Abhängigkeit der Lichtkeimung von den Temperaturverhältnissen ließ sich übereinstimmend feststellen, daß die keimungsauslösende Wirkung des Lichtes durch Anwendung Knopscher Nährlösung ersetzt werden kann. Wenn wir so von einem Ersatz der Lichtwirkung durch Anwendung Knopscher Nährlösung sprechen können, so zeigt andererseits das Beispiel von *Chloris ciliata*, daß Lichtwirkung und Wirkung Knopscher Nährlösung nicht völlig identisch sind; denn bei *Chloris ciliata* wirkt das Licht nur bei Temperaturen über 20^0 keimungsauslösend, darunter keimungshemmend, Nährlösung dagegen wirkt sowohl bei Temperaturen über wie unter 20^0 keimungsauslösend.

Die Frage, worauf die keimungsauslösende Wirkung Knopscher Nährlösung zurückzuführen ist, ist im Gegensatz bezw. in Ergänzung der früheren Lehmannschen Feststellungen dahin zu beantworten, daß nicht die Nährlösung an sich, sondern nur bestimmte, in ihr enthaltene Salze keimungsauslösend wirken. Und zwar sind es die N-Salze, KNO_3 und $Ca(NO_3)_2$, denen eine keimungsauslösende Wirkung zukommt, während die in der Nährlösung gleichzeitig vorhandenen $MgSO_4$ und KH_2PO_4, ebenso $CaCl_2$ eine keimungsauslösende Wirkung nicht hervortreten lassen. Diese Feststellungen, ebenso die im folgenden mitgeteilten, gelten für alle drei untersuchten Samenarten in gleicher Weise.

Die weiteren Versuche haben ergeben, daß nicht nur KNO_3 und $Ca(NO_3)_2$, sondern ganz allgemein alle untersuchten Nitrate, ferner Salpetersäure, Nitrite, Ammoniaksalze und bis zu einem gewissen Grade auch organische N-Verbindungen keimungsauslösend wirken. Die Beobachtung, daß nicht nur Nitrite, sondern auch Ammoniaksalze, wenn auch in etwas geringerem Maße keimungsauslösend wirken, zeigt, daß ebenso wie z. B. bei der Ernährung der Pflanzen die Frage, ob N als

Säure oder Base geboten wird, bis zu einem gewissen Grade zurücktritt; wichtig ist, daß N überhaupt zur Einwirkung auf die Samen kommt.

Der untere Schwellenwert keimungsauslösender Stoffe ist relativ tief gelegen; 0,001 bis 0,0001 mol. vermögen noch deutlich die Keimung zu fördern. Die obere Grenze, oberhalb deren eine keimungsauslösende Wirkung nicht mehr oder nicht mehr rein zum Ausdruck kommt, liegt sehr verschieden hoch und wird sichtlich durch die spezifische Giftigkeit des betr. untersuchten Stoffes bestimmt. —

Die Ausführungen der vorstehenden Arbeit enthalten in der Hauptsache die Darlegung des in umfangreichen Versuchen gewonnenen Beobachtungsmateriales. Es liegt nahe, diese neuen Feststellungen zur Klärung des noch immer strittigen Problems der Lichtkeimung heranzuziehen.

Wenn ich das an dieser Stelle noch nicht tue, so habe ich dazu besondere Gründe. Einmal stellen die im obigen mitgeteilten Versuche nur einen Teil meiner bisherigen Untersuchungen dar; es fehlen die zur Beurteilung unbedingt nötigen eingehenden Darlegungen der Gesetzmäßigkeiten der Einwirkung von Temperatur und Temperaturwechsel; es fehlen vor allem meine weiteren Versuche über das Zusammenwirken von Licht und Temperatur auf die Keimung der Samen. Erst nach Darlegung dieser weiteren Versuche, die ich späteren Veröffentlichungen vorbehalten muß, möchte ich zu der Frage, in welcher Richtung wir die Lösung des Problems der Lichtkeimung zu suchen haben dürften, von neuem Stellung nehmen. Zweck der vorstehenden Ausführungen war nicht die Bestätigung älterer oder die Aufstellung neuer Hypothesen, sondern die Darlegung von Tatsachen; gerade bei der so komplizierten Frage der Lichtkeimung dürfte erst die eingehende Kenntnis aller tatsächlichen Verhältnisse uns die Möglichkeit einer richtigen Erkenntnis derjenigen Vorgänge geben, welche die Erscheinung der Lichtkeimung bedingen. Darlegungen der wirklichen Keimungsverhältnisse sind daher notwendige Bausteine und Vorarbeiten; in diesem Sinne hoffe ich, daß die vorstehenden Ausführungen auch ohne weitere, wie mir scheint, an dieser Stelle noch nicht angebrachte hypothetisch-spekulative Betrachtungen als ein Fortschritt auf dem behandelten Gebiete der Keimungsphysiologie aufgenommen werden mögen.

Nur auf einen Punkt sei noch hingewiesen, der allerdings mit der kausalen Erklärung des Problems der Lichtkeimung nichts zu tun hat: die biologische Bedeutung der keimungsauslösenden Wirkung von Stickstoffsalzen.

Im Frühjahr 1913 habe ich im Rostocker Botanischen Institut einen Versuch in der Weise durchgeführt, daß ich Samen von *Ranunculus sceleratus* in reinen Quarzsand so zur Keimung auslegte, daß die Samen etwa $^1/_2$ cm mit Sand bedeckt waren. Die eine Versuchsschale wurde regelmäßig mit destilliertem Wasser feucht gehalten, die andere wurde zunächst mit $^1/_{10}$ % Chilesalpeterlösung bis zu dem gleichen Feuchtigkeitsgrade angefeuchtet und dann mit destilliertem Wasser auf dem gleichen Feuchtigkeitszustand gehalten.

Die Schalen fanden im Vegetationszimmer bei leicht schwankenden Temperaturen Aufstellung und zeitigten folgende Keimungsergebnisse: Schale mit destilliertem Wasser 18 Keimungen, Schale mit Chilesalpetergabe 121 Keimungen von je 200 ausgesäten Samen.

Eine Düngung mit Chilesalpeter wird also die im Boden befindlichen Samen des im obigen behandelten Typus zur Keimung bringen, falls der Boden zu arm an Nitraten ist. Die Beobachtung, daß starke N-Düngung die Unkrautbildung eines Ackers oft begünstigt, dürfte vielleicht, wenigstens zum Teile hiermit in Zusammenhang stehen.

Darüber hinaus aber läßt sich sagen, daß unter natürlichen Verhältnissen eine Keimung lichtempfindlicher Samen vom Typus der *Ranunculus sceleratus, Oenothera biennis, Chloris ciliata* um so leichter erfolgen dürfte, je reicher der betr. Boden an N-Salzen ist. Daß eine derartige Erscheinung, teleologisch betrachtet, von Vorteil für die betr. Pflanzen ist, liegt auf der Hand: die Keimung in einem N-armen und darum für die betr. Pflanzen weniger günstigen Boden, dürfte wenigstens unter bestimmten Voraussetzungen durch die eigenartigen Keimungsbedingungen dieser Samen vermieden werden.

Rostock i. M., Botanisches Institut der Universität,
Oktober 1914.

Nachschrift.

Nach Abschluß des Manuskriptes der vorstehenden Arbeit, deren Erscheinen durch den Krieg wesentlich verzögert wurde, erschienen die Untersuchungen Ottenwälders[1]), die ebenfalls Beziehungen zwischen Lichtkeimung und keimungsauslösender Wirkung von Chemikalien zum Gegenstand haben. Eine spezifische keimungsauslösende Wirkung von N-Verbindungen wird hier nicht festgestellt; von Salzen ist nur die Einwirkung von KNO_3 0,1 mol. auf *Epilobium hirsutum* untersucht und negativ befunden worden. Wohl dagegen wird für Säuren in weitgehendem Umfang eine keimungsauslösende Wirkung angegeben und hierauf die Theorie der Lichtwirkung als katalytischer Wirkung zu begründen versucht.

Ich habe weiter oben betont, daß es in der vorliegenden Arbeit nicht meine Absicht war, die Theorien der Lichtkeimung zu diskutieren, sondern daß ich mich bei der so sehr komplizierten Frage der Lichtkeimung im Augenblick darauf beschränke, die tatsächlichen Feststellungen als solche wiederzugeben. Aus diesem Grunde sei auch an dieser Stelle darauf verzichtet, unter Heranziehung der im obigen gemachten Feststellungen zu den auf die Theorie der Lichtkeimung bezüglichen Ausführungen Ottenwälders Stellung zu nehmen.

Dagegen sei auf einige tatsächliche Beobachtungen dieses Autors deswegen noch kurz eingegangen, weil diese sich auf zwei der von mir ebenfalls verwendeten Versuchspflanzen erstrecken: *Ranunculus sceleratus* und *Oenothera biennis.*

Was *Ranunculus sceleratus* anbetrifft, so finden sich die wenigen von Ottenwälder mit dieser Pflanze durchgeführten Versuche in erfreulicher Übereinstimmung mit den von mir erhaltenen Ergebnissen; denn auch in den Versuchen Ottenwälders keimte *Ranunculus sceleratus* bei konstanten Temperaturen weder in Licht noch auf Nährlösung, so daß nach dem Verf. „an eine günstige Wirkung des Temperaturwechsels gedacht werden muß"; spezielle Versuche in dieser Richtung fehlen allerdings. — Des weiteren steht auch die Feststellung, daß Säure auf *Ranunculus sceleratus* nicht keimungsauslösend wirkt, mit meinen eigenen Ergebnissen in Einklang; denn Ottenwälder hat nur Versuche mit HCl und H_2SO_4 ange-

1) A. Ottenwälder, Lichtintensität und Substrat bei der Keimung. Zeitschr. f. Bot., VI, 1914, S. 785—848.

stellt, dagegen nicht mit HNO_3, für die nach den obigen Feststellungen eine überaus deutliche keimungsauslösende Wirkung vorliegt.

Die Versuche Ottenwälders mit *Oenothera biennis* sind ebenfalls nicht umfangreich. Eine Steigerung der Keimprozente durch Lichtwirkung wird für „Temperaturen um 20°“ festgestellt, für höhere Temperaturen „wohl noch eine Beschleunigung der Anfangsgeschwindigkeit der Keimung, aber nicht mehr eine Erhöhung der Keimprozente“. Diese Feststellung steht in Widerspruch zu meinen oben wiedergegebenen Versuchen, ebenso die von Ottenwälder durchgeführte Versuchsreihe, in der eine keimungsauslösende Wirkung von Salzsäure (0,006 mol.) beobachtet wurde. Wie sich die Widersprüche erklären, läßt sich zurzeit nicht angeben. Da die abweichenden Befunde Ottenwälders sich auf nur zwei Versuchsreihen stützen und da ferner keine großen Unterschiede in der Höhe der Keimprozente beobachtet wurden, besteht vielleicht die Möglichkeit, daß eine Wiederholung zu anderen Ergebnissen führen würde.

Rostock i. M., Ostern 1915.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band LV.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer

Professor an der Universität Leipzig

Fünfundfünfzigster Band. Drittes Heft.

Mit 3 Tafeln und 23 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1915

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 26. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Juli 1915.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 10 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag, falls ein solcher gewünscht wird, 3 Mk. 50 Pfg. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung.

Von

Hermann Sierp.

Mit Tafel II und 3 Textfiguren.

Einleitung.

Die Orientierungsbewegungen der Blätter sind verschiedentlich Gegenstand der Untersuchung gewesen (vgl. Pfeffers Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 686—695). Sehr oft erreichen die Blätter ihre endgültige Lichtlage nicht durch eine Krümmung sondern durch eine Torsion des Blattstiels, oft aber auch durch eine solche der Internodien. In dieser Abhandlung sollen allein die letzteren studiert werden und diese wiederum mit der Einschränkung, daß nur die Pflanzen mit dekussierter Blattstellung genauer untersucht werden. Daß gerade die letzteren so bevorzugt wurden, hat seinen Grund einfach darin, weil diese die in Rede stehende Erscheinung am deutlichsten zeigen, beträgt doch hier der Torsionswinkel 90°, ein Winkel, wie er bei Pflanzen mit anderer Blattstellung nie erreicht wird.

Wenn diese eigene Art von Bewegung studiert wurde, so dienten dabei immer unsere gewöhnlichen Gartensträucher mit dekussierter Blattstellung als Versuchspflanzen, wie *Diervilla*, *Philadelphus*, *Lonicera*, *Deutzia*, *Cornus* usw. Eine aufmerksame Betrachtung dieser Sträucher läßt in der Tat die hier in Frage stehenden Orientierungsbewegungen gut erkennen. An den vertikalen Hauptsprossen aller dieser genannten Pflanzen stehen die Blattpaare auch im entwickelten Zustand dekussiert. An den horizontalen Sprossen dagegen sind die Blätter durch Torsion der Internodien in den beiden Seitenreihen der Zweige inseriert. Daß die zweizeilige Blattstellung wirklich durch eine Torsion der Internodien erreicht wurde, läßt sich deutlich an dem spiraligen Verlauf der von den Blattinsertionen am Internodium herlaufenden Riefen erkennen. Betrachtet man diese genauer, so sieht man, daß fast

immer die Spiralen das eine Mal von links nach rechts, das andere Mal von rechts nach links verlaufen. Die Blattpaare werden also normalerweise abwechselnd gedreht. Dabei führt jedes Internodium erst dann seine Drehung aus, wenn das vorhergehende die seine zu Ende geführt hat. Es ist also stets nur ein Internodium in Torsion begriffen. Damit im Zusammenhang steht, daß immer nur ein Internodium ausgebildet wird, während das folgende im Knospenzustande bleibt, bis das vorhergehende seine Entwicklung vollendet hat.

Die Ursachen der Orientierungstorsionen der Blätter werden hier nicht zum ersten Mal erörtert. Wir finden in der Literatur bereits zahlreiche, zum Teil sich sehr widersprechende Angaben.

Als erster studierte Frank (4) die geschilderten Torsionen. In seiner bekannten Abhandlung, in der er zum ersten Mal die wagerechte Richtung von Pflanzenteilen als eine Folge des Transversal-Heliotropismus resp. -Geotropismus hinstellt, kommt er auch auf die Internodiendrehungen der Horizontaltriebe von Sträuchern mit dekussierter Blattstellung zu sprechen. Er macht hier auf das regelmäßige Wechseln der Drehrichtung aufmerksam und versucht dies uns in folgender Weise verständlich zu machen. Er nimmt an, daß bei einer Drehung die Horizontalebene nicht ganz genau erreicht werde, so daß etwa das linke Blatt etwas nach oben, das rechte etwas nach unten gekehrt sei, dadurch kommt das nächste Blattpaar, bevor sein Internodium sich gedreht hat, nicht genau vertikal zu stehen; die Insertion des oberen Blattes liegt in unserem Falle etwas nach links. Das Internodium schlägt nun immer den kürzesten Weg ein; es dreht nach rechts[1]). Frank nimmt nun weiter an, daß auch hier die Drehung nicht ganz vollendet wird. Dadurch müßte in unserem Falle das folgende Internodium, wenn es auf kürzestem Wege sein Ziel erreichen will, eine Linksdrehung machen. Ließ Frank die Zweige im Dunkeln sich entwickeln, so traten die Torsionen in der gleichen Weise ein. Daraus schließt er, daß die Ursache dieser Drehung die Schwerkraft sei; es soll dabei dem Internodium ein bestimmtes Vermögen zukommen, sich senkrecht auf die Richtung der Schwere und zwar mit der morphologischen Oberseite nach oben zu stellen. Unter gewöhnlichen Verhältnissen soll außer der Schwere auch das Licht an dieser Wirkung in gleichsinniger Weise beteiligt sein können.

1) Mit einer Drehung nach rechts bezeichne ich diejenige, welche im Sinne des Uhrzeigers, mit links diejenige, welche entgegen dem Sinne des Uhrzeigers verläuft, wenn der Zweig von vorn gesehen wird.

Diese Ansicht Franks fand in de Vries (17) einen scharfen Kritiker. Dieser Forscher verwirft die von Frank eingeführten Begriffe des Transversal-Heliotropismus und -Geotropismus und will jegliche wagerechte Lage von Sprossen als ein Resultat von verschiedenen inneren und äußeren Wachstumsursachen ansehen. Die hier in Frage stehenden Torsionen der Internodien sollen dadurch zustande kommen, „daß jedesmal das obere Blatt, dessen Medianebene fast niemals genau mit der vertikalen Ebene der Sprosse zusammenfällt, ein größeres mechanisches Moment besitzt als das untere" (S. 277). Zum Beweise führt er einige Versuche aus, die wohl zu dieser Annahme führen können. Er entfernte vor dem Eintreten der Torsion das obere Blatt oder auch beide Blätter eines Blattpaares; war dies geschen, so unterblieb die Torsion in dem sie tragenden Internodium. Wurde in gleicher Weise das untere Blatt allein entfernt, so trat eine sehr bedeutende Torsion (von etwas über 90^0) ein. De Vries verwirft also die Ansicht Franks, der eine direkte Einwirkung der Schwere annahm, und erklärt den ganzen Drehvorgang rein mechanisch.

Zu fast dem gleichen Resultat war Wiesner (18) gekommen. Indes fühlte Wiesner die Unzulänglichkeit der rein mechanischen Erklärung. Er sagt, nachdem er die Versuche de Vries' besprochen hat: „Ich habe die Versuche an *Cornus mas* und *C. sanguinea* wiederholt, auch in verschiedener Weise abgeändert und bin genau zu derselben Auffassung gelangt. Nur möchte ich bemerken, daß allerdings an etiolierten Trieben es stets die Belastungsverhältnisse sind, welche die vertikalen Blattpaare, d. h. jene Paare, deren Glieder ihrer Anlage nach vertikal übereinander zu stehen kommen, ausschließlich in die wagerechte Lage bringen, nicht stets an solchen Trieben, welche unter dem Einfluß des Lichtes stehen. Hier kann das Licht durch positiven Heliotropismus ebenso gut, als durch das Übergewicht des oberen Blattes die Drehung des Internodiums veranlassen. Ja, ich möchte glauben, daß der gewöhnliche Fall der ist, daß die Blätter eines vertikalen Paares sich im labilen Gleichgewichte befinden, welches durch positiven Heliotropismus des Blattstieles gestört wird, wodurch die Drehung des Blattpaares eingeleitet wird" (S. 53). Eigene Versuche über die Wirkung des Lichtes hat Wiesner nicht gemacht. Wenn er von etiolierten Sprossen spricht, so beruft er sich dabei auf den Versuch Franks, der auch im Dunkeln, wie schon erwähnt, die Drehung eintreten sah. Ebenso wie dieser Forscher,

der, wie wir hörten, dem Licht einen Einfluß beim Zustandekommen der Lichtlage zuschrieb, trotzdem er festgestellt hatte, daß auch im Dunkeln die Drehung erfolge, glaubt auch Wiesner ohne die Annahme einer Lichtwirkung nicht auskommen zu können. Man kann sich, wenn man dieses liest, des Gedankens nicht erwehren, daß die Verfasser mit der gegebenen Erklärung doch nicht recht zufrieden sind. Es fällt ja auch schwer sich vorzustellen, daß die Bewegung, welche die Blätter ausführen, um in die richtige Lichtlage zu kommen, nur durch die Schwerkraft verursacht werden soll.

Weiter muß hier eine Arbeit von O. Schmidt (12) erwähnt werden. Sie beschäftigt sich mit den bei den Blattstielen der Primärblätter von *Phaseolus vulgaris* und *Acer platanoides* unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen auftretenden Torsionen. Diese Torsionen sollen allein auf „passives Wachstum" zurückzuführen sein; die beiden Blatthälften sollen verschieden stark wachsen, so daß Belastungsverhältnisse entstehen, die notwendig zu einer Torsion führen müssen. Die durch das Eigengewicht der Blätter gegebenen Torsionsmomente sollen bei allen Bewegungen der ausschlaggebende Faktor sein. Diesen Schluß glaubt Schmidt aus seinen Klinostatenversuchen folgern zu müssen, bei denen er niemals Torsionen beobachtete. Wie wenig stichhaltig aber seine Erklärungsversuche sind, dürfte sich deutlich aus seinen eigenen Schlußworten ergeben: „Wenn auch die Ansicht über die Bedeutung der einzelnen Kräfte beim Zustandekommen der Lichtlage durch die mitgeteilten Tatsachen eine Berichtigung gefunden hat, so bleibt darum das Problem einer mechanischen Erklärung der Lichtlage in bezug auf seinen wichtigsten Punkt noch ungelöst. Weshalb werden die Bewegungen sistiert, sobald das Blatt in dieser bestimmten Weise sich gegen das Licht orientiert hat? weshalb wirken die Drehmomente nicht weiter und bringen dasselbe nicht in eine lotrechte Lage?" (S. 35). Krabbe (6) bemerkt hierzu in seiner Kritik dieser Arbeit zutreffend: „Wenn Schmidt diese Frage nicht anders zu beantworten weiß, als daß er dem Licht irgend einen noch unbekannten und zwar maßgeblichen Einfluß beim Erreichen der fixen Lichtlage zuschreibt, so begibt er sich damit zum Teil wieder auf den Standpunkt Franks" (S. 226).

Noll (8, 9, 10) zieht die Torsionen der Blätter bei der Untersuchung der Orientierungsbewegungen der Blüten auch in den Kreis seiner Besprechungen und findet sie „als völlig analog mit denen zygomorpher Blüten, nämlich als Kombination von Geotropismus,

Epinastie und Exotrophie" (S. 364). Diese Ansicht Nolls hat verschiedentlich scharfe Kritik gefunden. Ich verweise nur auf diejenige Schwendeners und Krabbes in ihrer Arbeit über die Orientierungstorsionen der Blüten uud Blätter. Über die hier in Frage stehenden Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung hat Noll keine Versuche gemacht, er vermutet, daß es auch aktive Orientierungsbewegungen seien, welche bei diesen die normale Lichtlage herbeiführen.

Eine wesentliche Förderung erfuhr das Problem durch eine Arbeit Vöchtings (16), welche die Lichtstellung der Malvaceen zum Gegenstand hat. In einer großen Anzahl von Versuchen wird einwandfrei dargetan, daß der Geotropismus der Blätter und ebenso deren Eigengewicht für die Erreichung ihrer Lichtlage ohne jeden Einfluß ist, daß vielmehr diese, gleichviel ob sie durch einfache Krümmung oder durch Torsion erfolgt, einzig und allein durch den Einfluß des Lichts bedingt wird. Vöchting stellt also hier fest, daß die Blätter der Malvaceen das Vermögen besitzen, ihre Blattflächen senkrecht zum einfallenden Licht zu stellen, daß sie, wie Frank es genannt hatte, Transversal-Heliotropismus besäßen, daß ihnen aber auch, was für uns hier in Frage kommt, Heliotortismus zukomme, wie Schwendener später die Fähigkeit der Pflanzen nannte, unter dem Einfluß des Lichtes Drehungen auszuführen. Außer dieser für uns wichtigen Feststellung beweist Vöchting weiter, daß zwischen Blattfläche, Gelenk und Stiel Leitungsvorgänge und innere Wechselbeziehungen bestehen, die derart sind, daß der Blattstiel respektive das Gelenk alle Bewegungen ausführt, die ihm gleichsam von der Spreite zudiktiert werden.

Diese Arbeit Vöchtings ist nicht die letzte, die hier zu erwähnen ist. Es müssen noch zwei weitere Abhandlungen genannt werden, von denen vor allen die zweite für uns von Wichtigkeit ist, weil sie sich ausschließlich mit Torsionsbewegungen befaßt. Die erste Arbeit, die Krabbe (6) zum Verf. hat, ist für uns deshalb von geringerem Werte, weil der Autor in der zweiten, die er im Verein mit Schwendener herausgab, vielfach seine früheren Resultate widerruft oder zum mindesten anders deutet. Während zum Beispiel Krabbe in der ersten Arbeit noch das Vorhandensein von heliotropischen und geotropischen Torsionen leugnete, war das Hauptergebnis der zweiten Arbeit, „daß sowohl die Schwerkraft als auch das Licht an Organen, die Orientierungstorsionen ausführen, nicht nur krümmend, sondern auch direkt tordierend zu

wirken imstande ist" (S. 365). Bei diesem Sachverhalt wird es genügen, auf diese Arbeit allein hier einzugehen.

Den Autoren kam es hauptsächlich darauf an, die Frage zu entscheiden, ob und inwieweit die im Dienste der Zweckmäßigkeit stehenden Blatt- und Blütenstieldrehungen einer mechanischen Erklärung fähig seien.

Für das Zustandekommen der Torsionen ist natürlich die Frage von der größten Bedeutung, ob durch Kombination zweier oder mehrerer Kräfte, von denen jede für sich nur krümmend in einer bestimmten Ebene wirkt, eine Torsion herbeigeführt werden kann. Eine Erklärung auf solcher Grundlage war vor allem von Ambronn (1) versucht worden. Schwendener und Krabbe wiederholen die Versuche Ambronns und kommen zu dem entgegengesetzten Resultat, nämlich, „daß aus der Kombination zweier krümmender Kräfte wiederum nur eine Krümmung, niemals aber eine Torsion resultiert" (S. 269). Das Resultat fällt ganz anders aus, wie Schwendener (14) in einem späteren sehr interessanten Versuch zeigt, sobald es sich nicht um zwei, sondern um drei Kräfte handelt. In diesem Fall ist das Resultat der Krümmungen immer eine Torsion. Indes hat dies Resultat für unsere Untersuchung wenig zu sagen, da die Verfasser des weiteren zeigen, daß, um die Torsionen herbeizuführen, immer nur eine Kraft genügt, entweder das Licht oder die Schwerkraft. Diese beiden Kräfte vermögen jede für sich Torsionen der Blüten und Blattstiele zu bewirken. Neben geotropischen resp. heliotropischen Krümmungen existieren darum auch geotropische resp. heliotropische Torsionen. Die mit diesen Torsionen oft gleichzeitig auftretenden heliotropischen, geotropischen und epinastischen Krümmungen sollen mit jenen in mechanischer Hinsicht in keinerlei Beziehungen stehen. In den geotropischen resp. heliotropischen Torsionen und Krümmungen haben wir zwei ganz verschiedene Wirkungsweisen einer und derselben Kraft. Um diese beiden besser auseinander zu halten, führen Schwendener und Krabbe für die erstere einen neuen Namen ein und nennen die Fähigkeit der Organe unter dem Einfluß der Schwerkraft zu tordieren „Geotortismus". Danach wird entsprechend die Fähigkeit unter dem Einfluß des Lichtes Drehungen auszuführen „Heliotortismus" genannt.

Die geotropischen — dasselbe gilt mutatis mutandis für die heliotropischen — Torsionen sollen in der gleichen Weise wie die geotropischen Krümmungen erfolgen, die Schwerkraft soll hier nur

durch Vermittlung des Protoplasmas das Membranwachstum der einzelnen Zellen nicht einseitig, sondern in schiefer Richtung beeinflussen. Weiteres läßt sich nach der mechanischen Seite hin über das Zustandekommen der Torsionen nicht sagen.

Wenn wir nun weiter nach den Ursachen fragen, welche die Torsionen der Blättstiele herbeiführen, so wird vor allem der Schwerkraft eine große Bedeutung zugelegt. Wenn die Verf. Pflanzen in von der normalen Lage abweichender Stellung ins Dunkle brachten, so führten die nicht in der Normallage befindlichen Organe solange Bewegungen aus, bis sie dieselbe wieder erreicht hatten. Die dabei auftretenden Torsionen sind natürlich je nach der Lage der Organe verschieden groß. Da bei den angestellten Versuchen auf den Klinostaten bei Ausschaltung einseitiger Lichtwirkung die Torsionen ausblieben, kommen die Autoren zu dem Resultat, „daß die unter Ausschluß einseitiger Beleuchtung auftretenden Blatt- und Blütenstieldrehungen echte geotropische Torsionen repräsentieren“ (S. 301).

Nach Ansicht der Verf. hat ferner auch das Licht einen Einfluß auf die Bewegung der Blätter. Treten doch oft bei einseitiger Beleuchtung Torsionen auf, die den durch die Schwerkraft verursachten gerade entgegengesetzt wirken. Das Licht soll denn auch bei einseitiger Beleuchtung für die Richtung und das Maß den allein ausschlaggebenden Faktor liefern. Nach diesen Feststellungen war es gegeben zu fragen, ob auch das Licht für sich allein tordierend zu wirken vermag, oder ob zur Erzielung von Drehungen die gleichzeitige Mitwirkung von anderen Faktoren, vor allem der Schwerkraft notwendig sei. Soll diese letzte Frage bejaht werden müssen, so muß weiter nach den Beziehungen gesucht werden, welche zwischen der Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft bestehen.

Zahlreiche Versuche mit Blüten von *Viola* ergaben die wichtige Tatsache, daß „auf dem Klinostaten dieselben Drehungen auftreten wie in den Fällen, in welchen die Versuchsobjekte gleichzeitig auch unter der Einwirkung der Schwerkraft stehen“ (S. 332). Es kann also kaum Zweifel bestehen, daß es auch heliotropische Torsionen gibt.

Der gleiche Versuch mit Blättern angestellt, ergab ein wesentlich anderes Resultat. Als Versuchspflanze dienten die Primärblätter von *Phaseolus* und *Soja*. An normal wachsenden, auf-

rechten Exemplaren dieser Pflanzen bilden die Stiele der Primärblätter mit dem Sproß einen Winkel von 45°. Die Lamina dieser Blätter liegen im normalen Zustande horizontal. Fällt das Licht nun horizontal ein, so stellt sich die Lamina durch eine Drehung des Blattstiels um 90° senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen. Werden nun aber Pflanzen mit normaler Blattstellung auf dem Klinostaten einseitig beleuchtet, so ist die erste wahrzunehmende Erscheinung die, daß der Blattstiel und die Lamina sich senken. Der Blattstiel bildet nun mit dem Sproß einen Winkel von genau 90°, während die Lamina mit dem Blattstiel jetzt auch denselben Winkel bildet. Nunmehr beginnt das mit der Spitze senkrecht nach unten gerichtete Blatt durch eine Krümmung des Blattstiels die Lamina in die richtige Lichtstellung zu bringen. Torsionen treten nach Ausschluß der einseitigen Schwerkraftwirkung an den Blättern von *Phaseolus* und *Soja* niemals ein. Die Lichtlage wird danach auf dem Klinostaten in ganz anderer Weise als unter normalen Verhältnissen erreicht.

Aus diesem eigentümlichen Verhalten schließen die Autoren, daß Drehungen der Blattstiele der genannten Pflanzen nur unter dem Einfluß der Schwerkraft eintreten und daß gewisse Beziehungen zwischen der Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft bestehen. „Das Licht soll durch Vermittlung des Protoplasmas die Schwerkraft zur Ausführung von Bewegungen veranlassen, die oft entgegengesetzt sind denjenigen, welche die Schwerkraft für sich allein bedingt" (S. 343). Daneben geben sie aber auch eine andere, viel näherliegende Erklärung, wonach die Schwerkraft nur die Rolle des Gärtners spielt, „der die Pflanzenteile durch Festbinden oder andere Manipulationen den äußeren Richtkräften gegenüber in bestimmte Lagen bringt, ohne dadurch Drehungen unmöglich zu machen" (S. 344). Diese Erklärung wurde experimentell nicht auf ihre Richtigkeit untersucht, obschon dies doch sehr einfach ausführbar gewesen wäre. Klinostatenversuche mit anderen Pflanzen *(Fuchsia, Dahlia, Acacia lophanta)* führten zu dem gleichen Resultat. Auch sie ergeben, daß die Blätter dieser Pflanzen zur Ausführung von Orientierungstorsionen gegenüber einseitiger Beleuchtung nur befähigt seien, wenn sie unter gleichzeitiger Einwirkung von Licht und Schwerkraft stehen. Dies Resultat schließt nun keineswegs aus, daß es Blätter gibt, welche sich auf dem Klinostaten ebenso verhalten wie die oben erwähnten *Viola*-Blüten, die also ohne Mitwirkung der Schwerkraft Torsionen auszuführen imstande sind.

Da der Drehvorgang schon so häufig Gegenstand der Diskussion war, so könnte es scheinen, als ob es wenig Aussicht auf Erfolg verspräche, nun einen bestimmten Drehvorgang noch einmal zu untersuchen. Wenn man aber bedenkt, daß Schwendener und Krabbe nur gelegentlich auf Internodientorsionen zu sprechen kommen, daß sie eigene diesbezügliche Versuche nicht angestellt haben und deshalb auch nichts Prinzipielles über diese Orientierungstorsionen zu sagen vermögen, und wenn man außerdem die Resultate, die Schwendener und Krabbe bezüglich der Torsionen im allgemeinen erhielten, berücksichtigt, dürfte eine spezielle Untersuchung von ganz bestimmten Torsionen geradezu verlockend sein. Meine Absicht war ursprünglich, die Internodientorsion in ihrer Allgemeinheit zu untersuchen. Indes fand ich sehr bald, daß es vorteilhafter sei, mich auf die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung zu beschränken. Diese dürften besonders geeignet sein, über manche dunkle Punkte weitere Aufklärung zu geben.

Vor allem legte ich mir auch die Frage vor, welchen Einfluß das Gewicht des oberen Blattes beim Zustandekommen der fixen Lichtlage hat. Wenn ich nochmals auf diese Frage hier eingehe, so liegt nicht etwa in meiner Absicht, alte Ansichten, die lange und gründlich (durch Vöchting) abgetan sind, zu neuem Leben zu erwecken. Wie bereits erwähnt ist von namhaften Forschern das Gewicht des oberen Blattes als Ursache für die Internodientorsionen angegeben worden und diese ihre Angabe vermochten sie durch bestechende Versuche zu belegen, die bis heute noch nicht widerlegt worden sind. Schwendener und Krabbe erklären das Ausbleiben der Drehung, wenn das obere Blatt oder oberes und unteres Blatt abgeschnitten sind, durch den Hinweis, daß die Bewegung immer zweckmäßig vor sich gehe, daß in diesen Fällen eine Bewegung nicht mehr nötig sei. Diese Erklärung vermag mich wenig zu befriedigen, ganz abgesehen davon, daß ich sehr bezweifle, daß die Lage des unteren Blattes, wenn die Drehung des Internodiums nicht stattgefunden hat, zweckmäßig ist. Einen gewissen Einfluß, der für den Drehvorgang von untergeordneter Bedeutung sein soll, legen auch Schwendener und Krabbe dem Gewicht bei. Die Ansicht von de Vries, die später durch Wiesner bekräftigt wurde, ist bis heute nicht widerlegt worden, sie läßt sich nach den bis heute gemachten Versuchen ebenso verteidigen wie die Ansicht Schwendeners und Krabbes. Meine ersten Versuche waren

denn auch darauf gerichtet, den Einfluß des Gewichts am Zustandekommen der Drehungen zu studieren.

Durch eine größere Anzahl von Versuchen gelang es, den Nachweis zu erbringen, daß beim Drehvorgang mechanische Momente von ganz untergeordneter Bedeutung seien. Als dies einmal festgestellt war, ging ich naturgemäß dazu über, den Einfluß des Lichts und der Schwerkraft zu bestimmen.

Meine Versuche beschränkten sich nicht allein auf die Internodientorsionen, sondern es wurden auch solche mit den Primärblättern von *Phaseolus*, die Schwendener und Krabbe hauptsächlich bei ihren Versuchen über die Torsionen der Blätter verwandten, angestellt. Ich habe diese in den Kreis meiner Untersuchungen hineingezogen, um zu sehen, wie die Resultate mit den an Pflanzen mit dekussierter Blattstellung gewonnenen in Einklang zu bringen sind.

Begonnen wurde diese Arbeit im Sommer 1913 im Pflanzenphysiologischen Institut zu Leipzig. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimen Rat Pfeffer für die Anregung und das mir entgegengebrachte Interesse an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Leider war mein Aufenthalt in Leipzig nur kurz bemessen. Im Sommer 1914 wurde diese Arbeit im Botanischen Institut der Universität Tübingen fortgesetzt und vollendet. Auch Herrn Professor v. Vöchting bin ich in der gleichen Weise zu Dank verpflichtet.

Bevor ich zu meinen Versuchen übergehe, mögen mir einige allgemeine Bemerkungen über die Häufigkeit der Internodientorsionen, über die verwandten Versuchspflanzen und vor allem auch über den äußeren Verlauf der Torsion gestattet sein.

I.

Über die Häufigkeit der Internodientorsionen, über die verwandten Versuchspflanzen, über den äußeren Verlauf des Drehvorganges.

Die Internodiendrehungen sind eine im Pflanzenreich sehr verbreitete Erscheinung. Sie finden sich nicht allein bei den hier in Frage stehenden Zweigen mit dekussierter Blattstellung, nein auch die Zweige mit anderer Blattstellung zeigen sie. Wie bereits erwähnt, hat Frank (4) zuerst auf die große Verbreitung dieser

Drehungen hingewiesen und den äußeren Verlauf der Torsion bei den Zweigen mit verschiedener Blattstellung geschildert. Ich kann deshalb hier auf seine Ausführungen verweisen. Stets tritt die Torsion nur an den Horizontaltrieben auf. Mit der Wahl der Zweige mit dekussierter Blattstellung ist nur eine bestimmte Gruppe herausgenommen.

Es sind nun aber keineswegs alle Pflanzen mit dekussierter Blattstellung zu verwenden, denn immer nur ganz bestimmte Arten zeigen die in Frage stehenden Torsionen. Besonders schön tritt die Erscheinung, wie dies bereits gesagt wurde, an unseren Gartensträuchern auf. Es wurden von mir die folgenden zur Untersuchung verwandt: *Philadelphus Gordonianus*, *Ph. pubescens*, *Ph. latifolius*, *Ph. coronarius*, *Ph. floribundus*; *Deutzia crenata*, *D. scabra*; *Diervilla florida*; *Lonicera Ruprechtiana*, *L. nigra*, *L. tartarica*; *Cornus mas*, *C. sanguinea*; *Laburnum Adami*; *Rhodotypus kerrioides*.

Im Laufe meiner Untersuchungen stellte sich das Bedürfnis heraus, solche Pflanzen zu haben, die vor Wind und Wetter geschützt im Gewächshaus verwandt und vor allem auf den Klinostaten gebracht werden konnten. Beim Suchen nach solchen erwiesen sich die Hypericaceen als besonders geeignet. Doch auch von diesen sind nicht alle zum Versuch gleich gut. Diejenigen Arten, welche mehr strauchartig ausgebildet sind und im ganzen Wuchs üppiger und kräftiger waren, erwiesen sich als am besten brauchbar. Die von mir benutzten Arten waren die folgenden: *Hypericum Moserianum*, *H. calycinum*, *Androsaemum officinale* und eine vierte Art, die nicht bestimmt werden konnte, da sie nicht zum Blühen kam. Sie steht, was die sonstige morphologische Ausgestaltung angeht, nahe zu *Androsaemum officinale*. Da die *Hypericum*-Arten sich bei allen Versuchen gleichmäßig verhielten, so dürfte der Name der Art von ganz untergeordneter Bedeutung sein. Ich habe gerade mit ihr eine große Anzahl von Versuchen gemacht, da sie sich als sehr geeignet erwies. Der Einfachheit wegen werde ich sie *Hypericum IV* nennen.

Was den Ort anbelangt, wo meine Versuche vorgenommen wurden, so wurde naturgemäß ein großer Teil derselben draußen an den Sträuchern an Ort und Stelle ausgeführt, während die Licht- und Schwerkraftversuche in den Gewächshäusern der Botanischen Gärten anfangs zu Leipzig, später zu Tübingen zur Ausführung gelangten.

Ehe wir an die experimentelle Lösung unserer Frage herantreten, ist es für uns notwendig, die Details des Drehvorgangs zu kennen. Von diesem macht man sich leicht ein ganz falsches Bild. Da bei den uns zur Untersuchung vorliegenden Pflanzen die Blätter dekussiert stehen, ist man versucht anzunehmen, daß die Blätter sich in jedem Zustand des Drehvorgangs das Gleichgewicht halten, also nie ein Kräftemoment nach irgend einer Seite vorhanden sei. Dies ist indes nicht der Fall, wie eine genaue Beobachtung des ganzen Drehvorgangs sofort zeigt.

Dadurch, daß immer nur ein Internodium in der Entwicklung sich befindet und diese sowohl als auch der Drehvorgang erst beendet sein muß, bevor das nächste zu drehen anfängt, wird erreicht, daß die Blattinsertionen des nächsten jungen Blattpaares immer vertikal stehen, und daß also die Blattflächen vorn über der Knospe

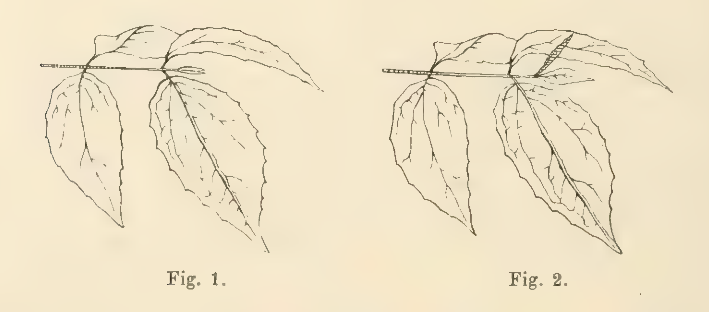


Fig. 1. Fig. 2.

zusammengefaltet mit den Oberseiten nach innen in der Horizontalebene liegen (Fig. 1). Was oberes Blatt ist, hängt allein von der Drehrichtung des vorderen Blattpaares ab. Das Internodium streckt sich nun in die Länge und gleichzeitig werden die Blätter größer. Sodann erhebt sich das obere Blatt vom unteren, während das untere ruhig in seiner Lage verbleibt. Fig. 2 stellt diese Phase des Drehvorgangs dar. Das obere Blatt erhebt sich dabei um einen gewissen Winkel, der bei ein und derselben Pflanze verschieden groß sein kann, aber niemals größer als 90° ist. Das obere Blatt neigt sich nun leicht nach rechts oder links und beginnt bei den meisten Pflanzen hiermit gleichzeitig sich in dem meist nur sehr kurzem Stiel um den eigenen Mittelnerv zu tordieren und zwar in umgekehrter Richtung, in welcher gewöhnlich etwas später das Internodium dreht, um so auf kürzestem Wege die Oberseite in die horizontale Ebene zu bringen (Fig. 3). Bis

jetzt war von einer Internodiendrehung noch nichts zu sehen, ebensowenig wie wir eine Bewegung des unteren Blattes wahrzunehmen vermögen. Bei dem weiteren Verlauf setzt die Drehung ein und damit ist auch eine Bewegung des unteren Blattes mitgegeben. Das untere Blatt muß durch die Drehung der Insertionsebene aus der vertikalen Richtung in die horizontale seine bisher bewahrte Lage aufgeben. Es wird aber nicht allein passiv gehoben, sondern es führt nun auch selbst aktive Drehungen aus, es dreht sich in der gleichen Weise wie das obere Blatt um seinen Mittelnerv. Während dieser Drehung hebt es sich auch von dem Sproß ab und bildet schließlich, wenn die Internodiumdrehung und die eigene Drehung vollendet ist, mit diesem den gleichen Winkel wie das obere Blatt. In dieser Stellung ist die Ruhelage erreicht, das Blattpaar befindet sich nunmehr im Gleichgewicht.

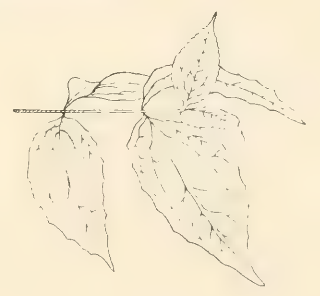


Fig. 3.

Wir sehen also, daß der Drehvorgang in gewissen Phasen verläuft, von denen wir etwa die folgenden unterscheiden können: 1. die Knospenlage; 2. das Erheben des oberen Blattes; 3. das Seitwärtsneigen des oberen Blattes; nach rechts oder links; 4. die Torsion des Internodiums. Gleichzeitig mit dieser hebt sich das untere Blatt vom Sproß ab und bildet mit ihm einen immer größer werdenden Winkel. Oberes und unteres Blatt führen dabei beide eine Torsion um ihren Blattstiel aus. 5. Die endgültige Ruhelage.

Diese Schilderung läßt erkennen, daß ein mechanischer Erklärungsversuch, wie ihn de Vries durchführt, zunächst durchaus nicht von der Hand zu weisen ist. Durch das alleinige Erheben des oberen Blattes und dessen Überneigen nach einer Seite wird in der Tat ein wohl zu beachtendes mechanisches Moment geschaffen. Ein im indifferenten Gleichgewicht befindliches Kräftepaar, an das man bei dekussierter Blattstellung denken könnte, ist nur am Schluß, wo die Drehung ja auch zum Stillstand kommt, vorhanden. Ob das Gewicht wirklich die Ursache der Torsion ist, dies festzustellen galten meine ersten Versuche, die deshalb auch zuerst zur Sprache kommen sollen.

II.

Kann das Gewicht des oberen Blattes als Ursache der Drehung in Frage kommen?

Es lag auf der Hand, die Versuche, die de Vries als Beweis für die mechanische Erklärung des Drehvorganges angibt, zu wiederholen und zu variieren.

Wie de Vries und Wiesner fand auch ich bei allen untersuchten Pflanzen, daß die Drehung unterbleibt, wenn man das obere Blatt abschneidet und das untere am Zweig läßt, daß sie dagegen immer eintritt, wenn man das untere abschneidet und das obere am Zweig läßt. Dabei war es ganz gleichgültig, in welcher der oben genannten Phasen sich das Blattpaar befand, ob also das obere Blatt noch mit seiner Oberfläche auf dem unteren lag, ob es sich erhoben hatte, oder ob die Drehung bereits begonnen hatte. Wenn die Drehung schon eingesetzt hatte, so hörte dieselbe sofort auf, sobald das obere Blatt beseitigt war.

De Vries und Wiesner zogen aus diesen Versuchen den Schluß, daß das Gewicht des oberen Blattes die Ursache der Torsion sei. In der Tat hört jede Drehung auf, sobald das obere Blatt und damit sein Gewicht beseitigt ist. Wenn wirklich das Gewicht des oberen Blattes die Ursache der Torsion ist, so liegt es nahe zu fragen, welches Gewicht denn noch ausreiche, eine Drehung des Internodiums herbeizuführen. Dieses noch gerade ausreichende Gewicht läßt sich ja einfach durch partielles Abschneiden der Blattflächen bestimmen.

Durch die Verwundung, die man der Blattfläche durch das Abschneiden eines Teiles beifügt, greift man tief in dessen Organismus ein. Dies Eingreifen wird um so mehr empfunden werden, je jünger das Blatt ist, an dem die Operation ausgeführt wird. Nun ist aber das Blattpaar während des ganzen Drehvorganges in voller Entwicklung, selbst wenn es die Ruhelage eingenommen hat, nimmt es noch um ein Bedeutendes an Größe und Gewicht zu. Dies Eingreifen in den Organismus kommt augenblicklich für uns nur deshalb in Betracht, weil das Wachstum und deshalb die Gewichtszunahme durch dieses beeinflußt wird. Es ist mit anderen Worten nicht gleichgültig, in welcher der obigen Drehphasen das Beschneiden der Blätter vorgenommen wird. Um allen sich hier geltend machenden Fehlern zu begegnen, habe ich das gleiche

Stück von Blättern in allen Entwicklungszuständen abgeschnitten. So sind immer mehrere Versuche zu einer Versuchsreihe zusammengestellt, die alle auf eines hinausgehen. Diese Zusammenstellung mehrerer Versuche zu einer Versuchsreihe habe ich in dem ganzen ersten Teil beibehalten. Die ersten Versuchsreihen sollen zunächst, wie gesagt, feststellen, bei welchem vorhandenen Teil der Blattfläche eine Torsion des Internodiums noch eintritt.

Versuchsreihe 1. Vom oberen Blatt wird die Spitze der Lamina abgeschnitten. Um in allen Versuchen den gleichen, der Größe der Blattfläche entsprechenden Teil abzuschneiden, zerlegte ich mir vor dem Abschneiden den Mittelnerv in drei Teile und schnitt durch den äußersten Teilpunkt den oberen Teil der Blattfläche quer ab.

Versuch a): Das Blattpaar ist noch im Knospenzustande, als das Abschneiden vorgenommen wurde.

Resultat: Das Abschneiden hat keinen Einfluß auf die normale Drehung des Internodiums.

Versuch b): Das obere Blatt hat sich gerade erhoben.

Resultat: Die Drehung wird ebenfalls normal vollendet.

Versuch c): Das obere Blatt ist zur Seite geneigt, steht also gerade vor der Drehung.

Resultat: Wie in Versuch a) und b).

Versuch d): Das Blattpaar ist am Drehen.

Resultat: Wie in den vorigen Fällen.

Die Drehung geht also in allen diesen Versuchen normal vor sich. Ich habe mich natürlich davon überzeugt, daß das Resultat bei allen Versuchspflanzen das gleiche war. Für gewöhnlich wurden von mir zu diesen Versuchen *Philadelphus*-Arten benutzt, weil diese Sträucher so viel angepflanzt sind und weil sie die Torsion besonders schön und klar zeigen. Vom Versuch a) trifft das, was über die Verwundung gesagt wurde, am meisten zu; nur muß berücksichtigt werden, daß man in dem vorliegenden Falle wenig oder gar nicht das wachstumfähige Gewebe trifft, das bekanntlich zumeist an der Blattbasis lokalisiert ist. In dem Versuche a) wird durch das weitere Wachstum der Basis am Schluß ein verhältnismäßig zu großes Gewicht, als beabsichtigt war, vorhanden sein. Das gleiche gilt, wenn auch nicht in dem gleichen Maßstabe, von den übrigen Versuchen. Will man ganz genau sein,

so muß man immer korrigierend eingreifen. Dies habe ich auch in einem Falle getan, indem ich zunächst ein noch im Knospenzustand befindliches Blatt um das angegebene Stück beschnitt. Dann aber ließ ich das Blatt nun nicht ruhig weiter wachsen, sondern entfernte das erste Mal, als sich das obere Blatt erhob, und noch einmal, als die Drehung halb vollendet war, einen entsprechenden Teil, wobei das untere ganze und im gleichen Maße wachsende Blatt zur Richtschnur diente. Das Resultat war wieder das gleiche. Es kann also nicht zweifelhaft sein, daß das Abschneiden des in Frage stehenden Teiles ohne jeden Einfluß auf die Torsion ist. Sehen wir deshalb weiter zu, ob das Abschneiden eines größeren Teils einen Einfluß hat.

Versuchsreihe 2. Das obere Blatt wird zur Hälfte der Quere nach abgeschnitten. Wird mit der Hälfte des oberen Blattes noch eine Torsion des Internodiums herbeigeführt?

Versuch a): Die Blätter waren noch zusammengefaltet, als das Abschneiden vorgenommen wurde.

Resultat: Die Drehung trat in den meisten Fällen ein. In einer größeren Anzahl von Versuchen waren nur wenige Ausnahmen festzustellen.

Versuch b): Das obere Blatt hat sich gerade erhoben, als der Versuch einsetzte.

Resultat: Die Drehung trat hier in etwa der Hälfte der Fälle ein, in der anderen Hälfte blieb sie aus.

Versuch c): Das Blattpaar hat die Drehung begonnen, als das Gewicht des oberen Blattes um die Hälfte verringert wurde.

Resultat: In den meisten Fällen ist die Drehung am folgenden Tag wieder aufgehoben, in einigen ist die Drehung stehen geblieben, wie sie bei Beginn des Versuches war.

Besonders bevorzugt wurden auch bei diesen Versuchen *Philadelphus*-Arten. Aber auch an anderen Sträuchern wurden die Versuche stets mit dem gleichen Erfolg durchgeführt. Alle ließen erkennen, daß die Wahrscheinlichkeit des Eintretens der Torsion um so größer wird, je früher das Abschneiden vorgenommen wird. Dies unregelmäßige Verhalten findet eine einfache Erklärung. Wenn das Blatt noch jung ist, so kann es den durch das Abschneiden herbeigeführten Gewichtsmangel durch basales Wachstum leicht ersetzen, es ist also auch in diesem Falle am Schluß des Versuches nicht mehr das halbe

Blatt beseitigt, sondern ein viel geringeres Stück. Ich machte deshalb auch hier den Versuch, indem ich immer korrigierend eingriff. In diesem Falle blieb jede Drehung aus. Es kann deshalb als Resultat dieser Versuchsreihe bezeichnet werden, daß die Drehung unterbleibt, wenn man die Hälfte des oberen Blattes wegschneidet[1]).

Aus diesem Resultat ohne weiteres zu schließen, daß das verringerte Gewicht die Ursache für das Ausbleiben der Torsion sei, ist verfrüht. Wir müssen wohl bedenken, daß wir durch das Abschneiden die normalen Verhältnisse wesentlich ändern. Bei der Schilderung des normalen Drehvorganges hörten wir, daß das untere Blatt die Drehung nicht durch sein Gewichtsmoment behindere. Gilt dies nun auch für den Fall, daß wir das obere Blatt halb abschneiden? Sobald die Drehung des Internodiums beginnt, hebt sich, wie wir hörten, das untere Blatt von dem Sproß ab und beschreibt dabei einen immer größer werdenden Winkel, der schließlich, wenn die Internodiendrehung vollendet ist, gleich dem Winkel ist, den das obere Blatt mit der Sproßachse bildet. In diesem normalen Falle ist das statische Moment des oberen Blattes anfänglich um ein Bedeutendes größer als das des unteren Blattes, das zu Anfang der Drehung = 0 ist, weil die Entfernung der Kraft vom Drehpunkt = 0 ist. Gleich mit dem Beginn der Internodiendrehung nimmt aber das Moment des unteren Blattes, da mit dem Fortschreiten der Drehung die Entfernung der Kraft vom Drehpunkt auch bei diesem nun größer und größer wird, an Größe zu, bis die Ruhelage erreicht ist, wo es gleich dem des unteren Blattes ist. Schneiden wir das obere Blatt halb weg, so verringern wir das statische Moment des oberen Blattes um die Hälfte. Das untere Blatt bekommt nun sehr bald ein größeres statisches Moment als das obere. Da dieses dem oberen entgegen wirkt, so kann sicherlich, wenn der ganze Vorgang rein mechanisch erklärt werden soll, das Resultat der zweiten Versuchsreihe nicht anders lauten, als wir festgestellt haben. Es wird deshalb auch, wenn wir entscheiden wollen, ob das Gewicht des oberen Blattes als Ursache für die Drehung in Frage kommt, für uns nicht unwichtig sein, zu untersuchen, ob das untere Blatt die Torsion behindern kann. Hierauf läßt sich im Anschluß an obige Versuche sehr leicht durch die folgenden Versuche eine Antwort finden.

1) Daß die Drehung unterbleibt, wenn man ein größeres Stück abschneidet, ist ja selbstverständlich.

Versuchsreihe 3.

Versuch a): Es wird nicht nur von dem oberen Blatt die Hälfte der Quere nach abgeschnitten, sondern auch das untere in der gleichen Weise behandelt. Der Versuch wird an fast allen Versuchspflanzen gemacht.

Resultat: Die Drehung tritt regelmäßig ein. Dabei war es ganz gleichgültig, wann der Versuch ausgeführt wurde, ob im jugendlichen Alter oder während der Drehung, oder ob immer wieder korrigierend eingegriffen wurde.

Versuch b): Das untere Blatt wird ganz beseitigt und das obere wie im vorigen Versuch halb abgeschnitten. Die Versuche werden hier nur an *Diervilla florida* ausgeführt.

Resultat: Die Drehung des Internodiums tritt normal ein.

Versuch c): Das obere ist wieder halb durchschnitten, von der Blattfläche des unteren ist ein Viertel fortgenommen. Versuchspflanze war dieselbe wie in den vorigen Versuchen.

Resultat: Die Torsion tritt normal ein.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß beim Abschneiden einer Hälfte des oberen Blattes die Torsion nicht deshalb ausbleibt, weil etwa die Kraft beseitigt ist, sondern die Drehung unterbleibt deshalb, weil eine andere Kraft sie in der Ausübung behindert. Wenn das Gewicht des oberen Blattes die Ursache der Torsion sein sollte, so genügt sicherlich noch das halbe Gewicht.

Eine weitere Verstümmelung vorzunehmen ist nicht ratsam, da man zu sehr in die wachstumsfähige Zone hineinkommt und so die Verhältnisse zu sehr geändert werden. Statt dessen will ich lieber einige Versuche anführen, die auch hierher gehören, wo aber die Blattfläche nur unbedeutend verletzt worden ist.

Versuchsreihe 4.

Versuch a): Durch die Mitte des unteren Blattes wird als Gewicht eine Nadel gesteckt, die zum mindestens doppelt so schwer war als das Blatt. Das obere Blatt hat sich gerade erhoben, als der Versuch angesetzt wurde. Versuchspflanze ist *Philadelphus floribundus.*

Resultat: Das Resultat in einer größeren Anzahl von Versuchen war, daß die Drehung normal eintrat. Nur in ganz wenigen Fällen blieb die Torsion aus.

Versuch b): Durch die Mitte des unteren Blattes werden zwei Nadeln von einem Gewichte von zusammen 0,2 g gesteckt, das ungefähr dem vierfachen Gewicht des Blattes entspricht. Auch hier hat sich das obere Blatt gerade erhoben. Die Versuchspflanze ist die gleiche, wie im Versuch a).

Resultat: Eine ausgesprochene Torsion des Internodiums kam nicht zustande. Das obere Blatt war immer stark nach der einen Seite geneigt, es war auch hier offenbar durch das zu schwere Gewicht des unteren Blattes an der Drehung behindert worden.

Der Versuch fiel ganz anders aus an anderen Versuchspflanzen. Bald war das Gewicht, das durch das obere Blatt gehoben werden konnte, größer, bald kleiner. So trat in einem Falle bei *Diervilla florida* die Drehung sogar bei einer Belastung von 0,3 g ein, die ungefähr dem fünffachen Gewicht des Blattes entsprach. Allerdings stand im letzteren Falle das untere Blatt etwas unter der Horizontalebene, aber die eingetretene Drehung ließ sich trotzdem gut erkennen.

Die Resultate dieser Versuchsreihe stimmen mit den der vorigen darin überein, daß die Drehung normal eintritt, wenn auch das Gewicht des unteren Blattes größer ist als das des oberen, daß dies aber nur bis zu einer gewissen Grenze geht. In dieser letzten Versuchsreihe, in der jede größere Verwundung des Blattes vermieden wurde, vermag jedenfalls die die Torsion herbeiführende Kraft bedeutend mehr auszuführen, als in der ersten Versuchsreihe festgestellt wurde. Diese Versuche lassen schon klarer erkennen, daß das Gewicht des oberen Blattes schwerlich für die Torsion verantwortlich zu machen ist. Man erkennt hier deutlich, daß das obere Blatt eine Arbeit leistet, die nicht durch das Gewicht des oberen Blattes allein geleistet werden kann. Man muß nunmehr auch im Hinblick auf die Ergebnisse der Versuchsreihe 4 annehmen, daß das Beschneiden des oberen Blattes die bei der Torsion wirkende Kraft sehr beeinträchtigt hatte, wenn durch ein geringes Gegengewicht, wie es das halbe untere Blatt darstellt, die Drehung bereits aufgehoben wird.

Im Anschluß an die Versuche der beiden letzten Reihen soll hier noch ein weiterer Erwähnung finden, der besonders eng mit diesen im Zusammenhang steht.

Versuch: Das obere Blatt wird längst des Mittelnervs, also nicht quer, sondern der Länge nach durchschnitten. Der Versuch wird an Blättern in allen Phasen der Drehung vorgenommen. Versuchspflanze ist auch hier zumeist eine *Philadelphus*-Art.

Resultat: Wie auch der Versuch angestellt wurde, das Resultat war immer das gleiche: Die Torsion trat normal ein.

Hier ist auch die Hälfte des Blattgewichtes beseitigt, trotzdem tritt die Drehung normal ein. Dies Resultat könnte uns auffallen, da wir ja zeigen konnten, daß beim Beseitigen des halben Gewichts des oberen Blattes die Drehung unterbleibt. Wo liegt der Grund, daß das eine Mal die Drehung normal eintritt, das andere Mal nicht? Hier in dem zweiten Falle ist das statische Moment des oberen Blattes in jedem Augenblick der Drehzeit größer als in dem Falle, wo das obere Blatt der Quere nach durchschnitten war, da die Entfernung des Schwerpunktes der gedrehten Masse vom Drehpunkt größer ist. Dies größere statische Moment kann ja sicherlich leichter das Hindernis beseitigen, welches in dem Falle, wo das obere Blatt der Quere nach durchschnitten war, die Drehung verhinderte. Sicherlich wirkt dieser Faktor unterstützend mit. Er wird um so mehr ins Gewicht fallen, da, wie wir zeigen konnten, die Drehkraft durch das Abschneiden gegenüber der im normalen Falle wirkenden sehr vermindert worden ist. Die Herabsetzung der eigentlichen tätigen Kraft läßt die Wirkung der anderen Kräfte besser hervortreten, als dies beim normalen Drehvorgang der Fall ist. Wir können indes auch annehmen, daß die Drehkraft, wenn das Blatt der Länge nach durchschnitten wird, in viel geringerer Weise beeinflußt wird, als wenn der Schnitt der Quere nach geführt wird, da die Art der Verwundung doch im letzten Falle eine ganz andere als im ersten Falle ist. Dies läßt sich natürlich nicht leicht untersuchen. Wie die Dinge auch liegen, das eine steht jedenfalls fest, daß selbst in diesem Falle, wo wir einen Einfluß des Gewichtes fanden, das Gewicht zur Erklärung der Torsion nicht ausreicht; denn auch hier hebt ein um einen Teil verkürztes Blatt ein ganzes. Dabei wird nicht etwa die Drehung unvollständig ausgeführt; das obere halbe Blatt steht am Schluß der Torsion in genau der gleichen Ebene, wie das untere ganze Blatt.

Immerhin sehen wir hieraus, daß mechanische Faktoren mitspielen können. Um indes diese in die Erscheinung treten zu lassen, muß man schon tief in den Organismus eingreifen und dadurch die eigentlich wirksame Kraft sehr verringern. Beim normalen Torsionsvorgang werden sie mit im Spiele sein, aber soviel läßt sich schon jetzt sagen, daß sie hier von ganz untergeordneter Bedeutung sind. Ich habe mich nun mit diesen Versuchen nicht begnügt, sondern durch weitere den Anteil der einzelnen Kräfte an der Torsion zu erkennen versucht.

Um weitere genaue Anhaltspunkte zu bekommen, habe ich zunächst von zwei am häufigsten verwandten Sträuchern die Größe und das Gewicht der Blätter einiger Zweige bestimmt und in den folgenden Tabellen zusammengestellt. Hier sind die Blätter eines Zweiges nach dem Alter durch Zahlen bezeichnet, und zwar so, daß die Blätter, die am jüngsten sind, die geringsten Zahlen haben.

Tabelle 1.

Größe und Gewicht der Blätter von *Philadelphus floribundus.*

Zweig	Internodium	Länge und Breite der Blätter		Gewicht in g	Bemerkungen
		Länge cm	Breite cm		
1	II oberes Blatt	11,2	6,2	0,52	Drehung vollendet
	unteres „	11,2	5,6	0,43	
	III oberes Blatt	8,9	4,7	0,31	desgl.
	unteres „	9,2	4,8	0,31	
2	II oberes Blatt	7,1	4,3	0,26	Drehung vollendet
	unteres „	7,7	4,2	0,26	
	III oberes Blatt	10,7	6,1	0,49	desgl.
	unteres „	10,7	5,8	0,48	
	IV oberes Blatt	8,0	4,1	0,28	desgl.
	unteres „	8,2	4,0	0,28	
	V oberes Blatt	2,4	1,1	0,029	nicht gedreht
	unteres „	2,4	1,1	0,029	
3	II oberes Blatt	7,9	4,3	—	—
	unteres „	7,7	3,8	—	
	III oberes Blatt	11,0	6,6	0,52	Drehung vollendet
	unteres „	11,5	6,7	0,53	
	IV oberes Blatt	10,7	5,8	0,49	desgl.
	unteres „	10,2	5,7	0,44	
	V oberes Blatt	4,5	2,1	0,098	desgl.
	unteres „	4,5	2,1	0,095	

Fortsetzung von Tabelle 1.

Zweig	Internodium	Länge und Breite der Blätter		Gewicht in g	Bemerkungen
		Länge cm	Breite cm		
4	III. oberes Blatt	10,9	5,9	0,46	Drehung vollendet
	unteres „	11,2	5,9	0,47	
	IV. oberes Blatt	3,6	1,7	0,06	desgl.
	unteres „	3,6	1,6	0,056	

Tabelle 2.

Größe und Gewicht der Blätter von *Philadelphus coronarius.*

Zweig	Internodium	Länge und Breite der Blätter		Gewicht in g	Bemerkungen
		Länge cm	Breite cm		
1	I oberes Blatt	2,3	1,4	0,032	Drehung vollendet
	unteres „	2,2	1,2	0,028	
	II oberes Blatt	5,6	3,1	0,112	desgl.
	unteres „	5,3	2,9	0,100	
	III oberes Blatt	8,2	4,7	0,204	desgl.
	unteres „	7,6	4,1	0,170	
	IV oberes Blatt	5,1	2,1	0,065	Drehung gerade vollendet
	unteres „	4,7	2,0	0.059	
2	II oberes Blatt	6,2	3,1	0,13	Drehung vollendet
	unteres „	6,0	2,8	0,11	
	III oberes Blatt	8,6	2,6	0,23	desgl.
	unteres „	8,8	2,6	0,234	
	IV oberes Blatt	6,0	2,6	0,096	desgl.
	unteres „	5,8	2,5	0,093	

Fortsetzung von Tabelle 2.

Zweig	Internodium	Länge und Breite der Blätter		Gewicht in g	Bemerkungen
		Länge cm	Breite cm		
3	III.				
	oberes Blatt	8,6	4,3	0,203	Drehung vollendet
	unteres „	8,3	4,0	0,178	
	IV.				
	oberes Blatt	3,9	1,5	0,039	Drehung gerade vollendet
	unteres „	3,6	1,4	0,036	

Die Tabellen zeigen, daß die größte Gewichtszunahme nach Vollendung der Torsion erfolgt. Wie ein Vergleich der Zahlen zeigt, kann das Gewicht um das Zehnfache zunehmen. Wenn die Drehung gerade vollendet ist, ist das Blatt verhältnismäßig leicht und hat eine dementsprechende Größe. Bei *Philadelphus floribundus* hat bereits ein Blatt von einem Gewicht von 0,06 g seine Drehung vollendet, bei *Philadelphus coronarius* sogar ein Blatt von einem Gewicht von 0,03 g. Sicherlich hat auch das Internodium mit der Beendigung der Torsion keineswegs sein Wachstum abgeschlossen. Die innere Kräftigung wird hauptsächlich nach der Drehung einsetzen. Der Widerstand der Internodiengewebe gegen eine Drehung wird dementsprechend nicht allzugroß sein.

Vielleicht läßt sich eine bessere Einsicht in die Wirkungsweise des Gewichts finden, wenn wir versuchen, die Frage zu beantworten, welches Gewicht mechanisch eine Drehung des Internodiums herbeiführen kann. Hierdurch wird dann die Frage, ob ein so geringes Gewicht, wie es das Blatt vor der Torsion darstellt, die Drehung wirksam unterstützen kann, von selbst beantwortet. Daß überhaupt Torsionen bei den Zweigen mit dekussierter Blattstellung mechanisch herbeigeführt werden können, geht aus der folgenden Versuchsreihe hervor.

Versuchsreihe 5.

Versuch a): Ein Blattpaar hat seine Drehung gerade vollendet, es wird das vor der Drehung unten gewesene Blatt abgeschnitten. Der Versuch wird an *Philadelphus coronarius* ausgeführt.

Resultat: Das am Zweig verbliebene Blatt bleibt einige Tage in seiner Stellung, dann aber schreitet die Drehung weiter fort, bis ungefähr der beschriebene Winkel 180° beträgt.

Versuch b): Ein Blattpaar hat seine Drehung vollendet. Es wird das vor der Drehung oben gewesene Blatt abgeschnitten. Versuchspflanze ist auch hier *Philadelphus coronarius.*

Resultat: Das Blatt verbleibt eine Zeitlang in seiner Lage. Nachdem es eine bestimmte Größe erreicht hat, geht die eingetretene Torsion wieder zurück.

Die Blätter verblieben eine Zeitlang in der einmal eingenommenen Ruhelage, dann aber waren sie infolge ihres starken Wachstums so schwer geworden, daß nunmehr die bereits vorhandene Torsion entweder wieder aufgehoben wurde oder weiter fortgeführt wurde. Wurden die Blätter gewogen, sobald die Drehung eintrat, so zeigten sie ein Gewicht von 0,2 – 0,4 g. Daß diese Tatsachen eine rein mechanische Erklärung verlangen, dürfte auch aus den folgenden Versuchen hervorgehen.

Versuch c): Ein Blattpaar hat seine Drehung wieder gerade vollendet. Es wird einmal das oben und dann das unten gewesene Blatt abgeschnitten. Diesmal wird aber das abgeschnittene Blatt durch eine Nadel, die als Gegengewicht in den am Zweig verbliebenen Blattstielstumpf eingesteckt wird, ausgeglichen. Die Versuchspflanze ist in diesem Versuch dieselbe wie im Versuch a) und b).

Resultat: Die in den Versuchen a) und b) beobachteten Torsionen blieben nunmehr aus.

Wurden dieselben Versuche an *Philadelphus floribundus* vorgenommen, so genügte das Einstecken einer einfachen Nadel für gewöhnlich nicht. Diese wurde nämlich bald zu leicht, so daß die Drehung trotzdem eintrat. Die verwandte Nadel hatte ein Gewicht von 0,12 g. Wurde aber diese Nadel von Zeit zu Zeit entsprechend der Größenzunahme des Blattes durch etwas Wachs beschwert, so daß die Nadel ungefähr das Gewicht des Blattes behielt, so blieb die Drehung auch hier aus. Wurden andere Sträucher mit kleineren Blättern, wie z. B. *Lonicera tartarica* und *Deutzia crenata* zum Versuch verwandt, so fiel das Resultat ebenfalls anders aus. Wurde bei diesen nach vollendeter Drehung das vor dieser oben gewesene Blatt abgeschnitten, so ging die Torsion nur in ganz wenigen Fällen um einen ganz geringen Teil zurück, in den meisten Fällen verblieb das Blatt in der einmal eingenommenen Lage. Wurde, nachdem die Ruhe-

lage erreicht war, das vor der Drehung unten gewesene abgeschnitten, so trat niemals eine weitere Drehung ein. Hier ist also entweder das Gewicht des am Zweige verbliebenen Blattes zu klein, oder es ist die Widerstandskraft des Internodiums größer als in den vorigen Fällen.

Wir sehen aus alle dem, daß auch die Widerstandskraft der Internodien sehr in Rechnung gezogen werden muß. Sicherlich ist diese Widerstandskraft bei den verschiedenen Pflanzen und ebenso bei den Blättern verschiedenen Alters ganz verschieden groß. Bei *Philadelphus floribundus* tritt keinerlei Drehung ein, sowie man an einem älteren Internodium ein Blatt abschneidet; denn das Internodium hat sich nunmehr so gekräftigt, daß es jede in Frage kommende Last tragen kann. Bei den in der Entwicklung befindlichen Internodien dieser Pflanze dagegen ist das Gewebe noch zu weich und leicht tordierbar; es wird für diese sicherlich ein geringeres Gewicht genügen, um eine Torsion herbeizuführen. Ob indes allein das Gewicht des Blattes genügt, um die regelmäßig auftretende Torsion herbeizuführen, muß erst durch weitere Versuche entschieden werden. Nach den bis jetzt besprochenen Versuchen ist dies ja nicht wahrscheinlich. Immerhin wollen wir diese Frage hier stellen, da de Vries die soeben besprochenen, sicherlich rein mechanisch erfolgenden Torsionen in gleicher Weise wie die normalen Internodientorsionen erklärt wissen wollte. In den folgenden Versuchen habe ich deshalb das Blatt einmal ganz ausgeschaltet und das Gewicht bestimmt, das an dem Internodium, das in dem Stadium sich befindet, in dem gewöhnlich die Torsion eintritt, eine solche herbeizuführen vermag.

Versuchsreihe 6. Das obere Blatt von *Philadelphus floribundus* wird ganz abgeschnitten, als es sich bereits erhoben und etwas zur Seite geneigt hatte. Das abgeschnittene Blatt wird durch verschieden schwere Stecknadeln, die wieder in den Blattstielstumpf eingeführt wurden, ersetzt.

Versuch a): Die Nadel hat ein Gewicht von 0,05 g, das abgeschnittene Blatt ein solches von 0,03 g.

Resultat: Die Drehung unterblieb. Nach 9 Tagen fiel die Nadel mit dem Blattstielstumpf ab.

Versuch b): Die Nadel hat ein Gewicht von 0,12 g; das abgeschnittene Blatt ein solches von 0,045 g.

Resultat: Das gleiche wie in Versuch a).

Versuch c): Die Nadel hat ein Gewicht von 0,16 g; das abgeschnittene Blatt ein solches von 0,04 g.

Resultat: Auch hier unterbleibt die Drehung, trotzdem die Nadel 10 Tage gewirkt hatte.

Versuch d): Die Nadel hat ein Gewicht von 0,21 g; das abgeschnittene Blatt ein solches von 0,045 g.

Resultat: Nach 2 Tagen war die Drehung eingetreten.

Die mechanische Drehung tritt also erst bei einem Gewicht ein, das zum mindestens 4mal so groß als das des Blattes ist, das dieselbe Drehung hervorbringt. Dieses Gewicht stimmt auch mit dem ungefähr überein, das bereits in der vorigen Versuchsreihe als das festgestellt wurde, das eine mechanische Torsion herbeiführt. Aus diesen Versuchen ergibt sich klar und ohne weiteres, daß das Gewicht des oberen Blattes nicht die Torsion erklärt, die wir hier betrachten. Es dürfte sich aber ebenso klar zeigen, wie verkehrt es von de Vries war, aus dem Drehen über die Gleichgewichtslage auf eine Mitwirkung des Gewichts beim Zustandekommen der normal auftretenden Internodientorsionen zu schließen. Diese Versuche haben deutlich gezeigt, daß wir diese Internodientorsionen nicht mit jenen zusammenwerfen dürfen, die, wie wir zeigten, sicher rein mechanisch vor sich gehen. Alle die hier in Frage stehenden Kräfte sind nicht sehr groß, deshalb sind genaue Bestimmungen notwendig. Die an anderen Versuchspflanzen gewonnenen Resultate liefen alle auf das gleiche Resultat hinaus: Ein Gewicht, das genau so groß ist wie das Gewicht des Blattes, ruft niemals eine Torsion des Internodiums hervor. Zur Herbeiführung einer rein mechanischen Torsion gehört bei allen untersuchten Pflanzen zum mindesten das doppelte Blattgewicht, bei einigen treten diese erst bei einem 4- bis 5fachen Blattgewicht ein. Ich will auf alle diese Versuche hier nicht weiter eingehen, sondern nur noch einen solchen hier anführen, den ich gleich zu Anfang meiner Arbeit machte und der uns deutlich zeigen kann, wie große Vorsicht hier am Platze ist.

Versuch: Die Versuchspflanze war *Diervilla florida.* Das obere Blatt wurde, als es sich vom unteren erhoben hatte, bis auf einen kleinen Überrest abgeschnitten und durch ein aus Glimmerblatt geschnittenes gleich großes Stück ersetzt, das auf den kleinen Blattrest genäht wurde.

Resultat: Die Drehung trat normal ein.

Nach einigen Tagen wog ich unteres Blatt und das Glimmerplättchen mitsamt dem Blattrest. Es ergab sich, daß beide im Gewicht übereinstimmten:

Der Blattüberrest + Glimmerblatt wogen = 0,18 g
Das untere Blatt wog . . . . = 0,17 g

Aus diesem Versuch schloß ich anfänglich, daß die Ansicht de Vries' die richtige sei, die in dem statischen Moment des oberen Blattes die Ursache für die Drehung erblickte. Sicherlich kann diese in dem Versuch erfolgte Drehung auch nicht anders als rein mechanisch erklärt werden. Ich hatte aber damals noch nicht festgestellt, in welcher Weise das Gewicht des Blattes sich ändere. Diese nach einigen Tagen erfolgte Feststellung einer Gleichheit der Gewichte hat nichts zu sagen. Als das Glimmerplättchen angebracht war, wog das untere Blatt bedeutend weniger. Durch mehrere Wägungen von Blättern, die in der gleichen Entwicklung wie das obere abgeschnittene Blatt im eben beschriebenen Versuch sich befanden, stellte ich fest, daß dieses im Höchstfalle 0,05 g gewogen haben konnte. In Wirklichkeit war also zu Anfang des in Rede stehenden Versuches oben das Gewicht 2½mal so groß wie unten, wodurch, wie ich mich durch Versuche überzeugte, bei *Diervilla florida* mechanisch eine Torsion herbeigeführt wird. Wurde dieser Versuch in der richtigen Weise angesetzt, indem darauf geachtet wurde, daß oben und unten ungefähr das gleiche Gewicht vorhanden war, so trat auch hier niemals eine Torsion ein.

Die Frage nach dem Einfluß des Gewichtes beim Zustandekommen der rechten Lichtstellung ist hier nicht zum ersten Mal untersucht. Für gewöhnlich wurden jedoch die früheren Versuche in ganz anderer Weise angestellt, man eliminierte das Gewicht durch ein gleiches Gegengewicht. Auch diese Art des Versuches habe ich gemacht. Es wurden zu diesem Zwecke zu beiden Seiten des Zweiges, an dem der Versuch vorgenommen werden sollte, Stäbe in die Erde gesteckt und diese über dem Versuchsblatt durch einen Glasstab verbunden. Über diesem Glasstab wurde ein Faden gelegt, der an einem Ende an der Spitze des oberen Blattes befestigt war, am anderen ein Gewicht trug. Meine Versuche hatten indes alle ein negatives Resultat, die Drehung blieb immer aus. Dies negative Resultat ist aber nur darauf zurückzuführen, daß die Versuche alle im Freien angestellt wurden, wo Wind und Wetter jede feinere Versuchsanordnung ausschließen, die bei den

hier in Frage kommenden Kräften unbedingt notwendig ist. Mit den zur Verfügung stehenden Topfpflanzen war deshalb nicht viel zu machen, weil ihre Blätter sehr klein sind und infolgedessen noch geringere Kräfte zu bestimmen wären.

Wir können auf diese Versuche durchaus verzichten, da wir bei den Pflanzen, mit den wir uns hier beschäftigen, ein viel besseres und bequemeres Mittel haben, das Gewicht vollständig auszuschalten. Wir verhindern, daß das obere Blatt sich erhebt, so daß es während des ganzen Versuches seine ursprüngliche Lage beibehalten muß, in der es mit der Blattfläche genau in der Horizontalebene mit der Oberseite nach unten, in der der Mittelnerv des Blattes genau in der Verlängerung des letzten Internodiums liegt. Wenn wir das Blatt in dieser Lage künstlich festhalten, erreichen wir, daß jedes Gewichtsmoment ausgeschlossen ist und auch während der Drehung ausgeschlossen bleibt; denn in jedem Augenblick der Internodiendrehung haben wir in dieser Anordnung ein im indifferenten Gleichgewicht befindliches Kräftepaar. Wenn in dieser Versuchsanordnung eine Drehung eintritt, so kann diese unmöglich durch das Gewicht hervorgerufen werden. Die hierher gehörigen Versuche sind in der nächsten Versuchsreihe zusammengestellt.

Versuchsreihe 7.

Versuch a): Das obere Blatt wird auf das untere genäht. Der Versuch wird an den verschiedensten Sträuchern vorgenommen.

Resultat: Das Resultat war in allen Versuchen das gleiche, die Drehung des Internodiums trat ein, an welchen Pflanzen auch der Versuch ausgeführt war, und wie auch das obere Blatt auf das untere genäht war, ob an der Basis, ob an der Spitze, ob in der Mitte, ob an zwei von den genannten Stellen oder auch an allen dreien.

Bei dieser Versuchsanordnung sucht jedes der beiden Blätter, um die Oberseite in die Horizontalebene zu bringen, sich um den Blattstiel zu drehen. Diese Drehung kann natürlich nicht ganz vor sich gehen, da sie durch die Nähte gehindert wird. Es kommen so, je nachdem das Aufeinandernähen vorgenommen wurde, allerhand Krümmungen des Blattes zustande. Die Fig. 1 u. 2 auf Taf. II geben solche Krümmungen einiger Blätter wieder. Um diese Krümmungen ganz zu vermeiden, habe ich die Versuchsanordnung folgendermaßen vorgenommen.

Versuch b): An der Spitze des oberen Blattes wird ein Zwirnfaden befestigt und dieser über einen horizontalen Glasstab gelegt, der in einiger Entfernung von der Zweigspitze in gleicher Höhe mit dieser angebracht war. Am anderen Ende des Fadens wird ein Gewicht angehängt, so daß der Mittelnerv des oberen Blattes gezwungen ist, in der Horizontalebene, in der Richtung des Fadens liegen zu bleiben.

Resultat: Der Erfolg war immer der gleiche. Die Torsion des Internodiums trat normal ein.

Bei *Philadelphus floribundus* machte sich bei längerer Versuchsdauer ein störender Gewichtseinfluß bemerkbar, hervorgerufen durch das untere Blatt, das, da ihm keine Fesseln angelegt sind, seine normalen Bewegungen ungestört ausführt und bald durch seine Lage ein Gewichtsmoment schafft, das die bereits ausgeführte Torsion wieder rückgängig macht. Dieses Zurückgehen unterbleibt, wenn man dafür sorgt, daß das einseitige statische Moment durch eine äquivalente Kraft ausgeglichen wird oder aber gar nicht zustande kommt. Ersteres kann man dadurch erreichen, daß man, nachdem die Drehung eingetreten ist, den Faden, der das obere Blatt hindert, seine normale Ruhelage einzunehmen, beseitigt, letzteres dadurch, daß man auch das untere Blatt in derselben Weise fixiert wie das obere.

Mit den folgenden Versuchen beabsichtigte ich, mir ein ungefähres Bild von der Größe der Drehkraft zu machen. Exakte quantitative Bestimmungen sind aus den bereits erörterten Gründen nicht gut durchzuführen. Dazu müßte man ganze Sträucher in Kübel einpflanzen und in ein Gewächshaus bringen, wo sie vor Wind und Wetter geschützt sind. Immerhin können die folgenden rohen Versuche unsere Vorstellung von der bei der Torsion tätigen Kraft erweitern.

Versuchsreihe 8.

Versuch a): Ein Blattpaar, das unter normalen Verhältnissen nach links drehen sollte, wird durch eine Nadel zusammengeheftet. Die Nadel ist in der Mittellinie des Blattes durch zwei Punkte quer durchgeführt, die zum Mittelnerv genau symmetrisch liegen, dabei steht das Knopfende der Nadel um 0,03 cm nach rechts über, während links die Spitze der Nadel mit dem Blattrande abschließt. Das Gewicht des rechts überstehenden Teiles

wird nach dem Versuch bestimmt; es betrug 0,05 g. Versuchspflanze ist *Philadelphus floribundus.*

Resultat: Die Drehung geht wie unter normalen Verhältnissen nach links. Das Internodium bringt also das Übergewicht auf die andere Seite und leistet damit eine, wenn auch nicht gerade große, so doch beachtenswerte Arbeit.

Versuch b): Das Internodium sollte wieder nach links drehen. Die Nadel wird in derselben Weise eingeführt wie in Versuch a), nur steht die Nadel 0,06 cm rechts über den Rand hinaus, während links die Spitze der Nadel noch 0,03 cm vom Blattrand entfernt ist. Das Übergewicht nach der rechten Seite war 0,08 g. Es ist nun aber nicht nur das Gewicht größer geworden, sondern es ist auch die Entfernung vom Drehpunkt größer als im vorigen Versuch. Durch dieses schwere Gewicht ist die Blattfläche nicht mehr nach links, sondern nach rechts geneigt.

Resultat: Das Internodium dreht nach rechts, also nach der Seite, wo das Übergewicht wirkte.

Es kann demnach ein gewisses Gewicht die Torsionsrichtung ändern. Man hat es in der Hand, die Richtung beliebig abzuändern und kann so die Blätter dahin leiten, wohin man sie haben will.

Wir erinnern uns nach diesen Versuchen unwillkürlich an die Beobachtungen Franks. Dieser stellte, wie oben ausgeführt wurde, den Satz auf, daß die Drehung immer auf dem kürzesten Wege erfolge. Dieser Satz ist durch die Ergebnisse obiger Versuche keineswegs durchbrochen. Im Versuch b) stand tatsächlich das Blattpaar infolge des Übergewichts so, daß die Drehung, wenn sie auf dem kürzesten Wege erfolgen sollte, nach rechts vor sich gehen mußte. Im Versuch a), bei welchem durch das Übergewicht keine Lageveränderung des Blattes herbeigeführt worden war, wird die Drehung wieder auf dem kürzesten Wege ausgeführt, wobei das Übergewicht unter Arbeitsleistung auf die andere Seite gebracht wird. Allem nach steht der Annahme nichts im Wege, daß bei Versuch b) nicht die Verlegung des Gewichtes von der einen Seite auf die andere die Ursache der Änderung der Drehrichtung war, sondern vielmehr die durch das Gewicht herbeigeführte Lageveränderung der Blattlamina. Daß tatsächlich nicht das Gewicht des Blattes die Ursache für die abwechselnde Links- und Rechtsdrehung ist, dürfte aus folgenden Versuchen hervorgehen.

Versuchsreihe 9.

Versuch a): An allen noch im Knospenzustand befindlichen Blattpaaren der horizontalen Zweige eines Strauches von *Philadelphus Gordonianus* wird längs des Mittelnervs die halbe obere Blattfläche abgeschnitten und zwar bei 30 Blättern die linke Hälfte, bei 30 die rechte Hälfte. Wenn das Gewicht die abwechselnde Links- und Rechtsdrehung herbeiführt, so müßte also in der Hälfte der Fälle die Drehung nach links, in der anderen Hälfte nach rechts erfolgen. Das Resultat nun sagt aber etwas ganz anderes.

Resultat: Von den 30 Blättern, bei denen die rechte Blatthälfte abgeschnitten war, drehten 16 nach links, 14 nach rechts; von den 30, deren rechte Blatthälfte abgeschnitten war, drehten 17 nach links, und 10 nach rechts, bei den übrigen 3 unterblieb die Drehung.

Man könnte nach diesem Versuche denken, daß vielleicht durch das zu früh vorgenommene Abschneiden der Blätter die Ungleichheit während des weiteren Wachstums schnell beseitigt worden wäre, so daß bei Beginn der Drehung das Übergewicht gar nicht auf der linken resp. rechten Seite gelegen habe. Um auch diesem Einwand zu begegnen, wurde noch der folgende Versuch gemacht.

Versuch b): An der gleichen Versuchspflanze wird bei je 10 Blättern die linke resp. die rechte Blatthälfte wie im vorigen Versuch abgeschnitten mit dem Unterschied, daß dieses Abschneiden erst ausgeführt wird, als das obere Blatt sich vom unteren erhoben hatte. Das Blatt ist jetzt bereits größer und es wird so ganz sicher auf der einen Seite ein Übergewicht geschaffen.

Resultat: Das Resultat war das gleiche wie im Versuch a). Von den 10 Blattpaaren, bei denen wir die rechte Blatthälfte abgeschnitten hatten, drehten 3 nach links, 7 nach rechts; von den 10 Blattpaaren, bei denen wir die rechte Hälfte abgeschnitten hatten, drehten 4 nach links und 5 nach rechts (1 hatte nicht gedreht).

Die Blattpaare drehen demnach so, wie sie unter normalen Verhältnissen gedreht hätten, d. h. nach links, wenn das vorhergehende nach rechts gedreht hatte, nach rechts, wenn das vorige nach links gedreht hatte. Das Übergewicht nach der einen Seite vermochte also nicht die Drehrichtung abzuändern. Die beschriebenen Versuche wurden auch noch in der Weise abgeändert, daß an der einen Seite der Blattfläche ein Gewicht angehängt

wurde. Alle diese Versuche liefen auf das gleiche Resultat hinaus, ein nicht zu großes Übergewicht auf einer der beiden Blatthälften stört den normalen Verlauf des Torsionsvorganges nicht.

Es bleibt danach noch die Frage zu beantworten, ob nicht eine Veränderung der Blattlage eine Änderung der Drehrichtung mit sich bringt. Dies zu entscheiden, war der Zweck des nächsten Versuchs, der sich eng an die beiden vorigen anlehnt und deshalb noch zu dieser Versuchsreihe gerechnet werden soll.

Versuch c): Das obere Blatt hat sich erhoben und ist nach einer Seite geneigt. Durch eine kleine Drehung der älteren Internodien wird nun das junge Blatt in einer derartigen Lage gehalten, daß es einen bestimmten Winkel nach der anderen Seite mit der Vertikalen bildet.

Resultat: Bei *Lonicera Ruprechtiana* und *Philadelphus Gordonianus* ging das Blatt auf dem kürzesten Wege in die Ruhelage, so klein auch der Winkel war, den der Mittelnerv des Blattes mit der Vertikalen bildete. Bei *Diervilla florida* war dies indes nicht der Fall; hier wurde das Blatt auf die Seite zurückgebracht, nach der es unter normalen Verhältnissen gedreht hätte, sofern der Winkel, den das fixierte Blatt mit der Vertikalen bildete, nicht zu groß war. Bei *Philadelphus floribundus* war das Resultat nicht einheitlich. In einer Anzahl von Fällen änderte die Drehrichtung selbst bei einem geringen Winkel ab, in einigen anderen Fällen wurde auch der größere Weg nicht verschmäht. Die Ursachen für die abwechselnde Links- und Rechtsdrehung lassen sich aus diesen Versuchen nicht erkennen. Wir wollen denselben auch nicht weiter nachspüren, da wir hier nur zeigen wollen, daß das Gewicht als Ursache nicht in Betracht kommt.

Zur Ausschaltung der Gewichtsmomente könnte man auch die Zweige unter Wasser drehen lassen. Solche Versuche sind aber nicht leicht auszuführen und bedingen zudem eine zu starke Abänderung der normalen Lebensverhältnisse. Es will nichts sagen, wenn ich an Zweigen, die im Wasser gezogen wurden, keine Drehung feststellen konnte; denn wenn man so tief in den Organismus eingreift, wie bei den Wasserversuchen, so kann man schlecht eine Drehung erwarten. Ich verzichte deshalb darauf, des weiteren auf diese meine Versuche einzugehen, und wende mich gleich dazu, zu untersuchen, welche anderen Kräfte die Drehung herbeiführen.

Wenn jemand nach den bis jetzt mitgeteilten Versuchen noch Zweifel hegen sollte, daß das Gewicht keine oder höchstens eine ganz untergeordnete Rolle beim Drehvorgang spielt, der wird alle Zweifel vollends aufgeben, wenn er nun die weiteren Versuche verfolgt, die mit einer ganz anderen Fragestellung an das Problem herangehen.

III.

Welchen Einfluß haben Licht und Schwerkraft auf die Internodientorsionen?

Wenn das Gewicht des oberen Blattes als Ursache der Torsion des Internodiums nicht in Frage kommt, so ist noch ein Doppeltes möglich: Entweder es kann die Torsion in inneren Organisationsverhältnissen der Pflanzen begründet sein oder aber äußere Faktoren wirken auf das Wachstum der hier in Frage stehenden Organe so ein, daß eine Torsion entsteht. Dies zu entscheiden, muß zunächst unsere Aufgabe sein.

Ich habe zuerst die erste Möglichkeit ins Auge gefaßt und zu erfahren versucht, ob nicht innere Organisationsverhältnisse die Drehung bedingen. Ich habe, um innere korrelative Einflüsse nachzuweisen, an den Versuchszweigen größere Verwundungen vorgenommen, ich habe die älteren Blätter in der verschiedensten Weise abgeschnitten, aber alles ohne Erfolg. Wohl beobachtete ich an nicht gedrehten Blättern gelegentlich folgende, auf Korrelation beruhende Erscheinung, die an und für sich mit der Drehung nichts zu tun hat, die aber hier erwähnt sein mag. War an einem Blattpaar das obere Blatt entfernt und infolgedessen die Drehung ausgeblieben und wurde nun von dem darauffolgenden jüngeren Blattpaar, das ohne Drehung in der Horizontalebene lag, eines der beiden Blätter, etwa das linke entfernt, so stellt sich das vorhergehende untere Blatt, das keine Drehung ausgeführt hatte, durch eine Krümmung des Blattstiels nach links, also nach der Seite, an welcher am darauffolgenden Blattpaar ein Blatt beseitigt war. In ähnlichen korrelativen Einflüssen könnte man ja auch die Ursachen der Torsionen suchen. Aber wie gesagt, alle in dieser Richtung angestellten Versuche zeigten klar und deutlich, daß dem nicht so ist.

Wenn keine inneren Organisationsverhältnisse als Ursache für die Torsion nachzuweisen sind, so müssen äußere Faktoren in be-

stimmter Weise auf das Wachstum der Organe einwirken, so daß eine Torsion resultiert.

Jedem wird es sofort auffallen, daß die Torsionen nur an den Horizontaltrieben zu beobachten sind. Kommt das daher, daß die Horizontaltriebe zur Licht- und Schwerkraftrichtung in ganz anderem Verhältnisse stehen als die Vertikaltriebe? Die nächsten Versuche sollen zunächst feststellen, ob in dieser horizontalen Lage immer und unter allen Umständen die Torsion eintrete.

Versuch 1: Von einem noch nicht gedrehten Blattpaar wird das obere Blatt abgeschnitten. Die Folge ist, daß die Drehung unterbleibt. Das folgende Blattpaar, das, da die Drehung unterblieben ist, bereits in seiner Stellung ist, wird durch eine Drehung des Zweiges um 90^0 so gestellt, daß nunmehr ein Blatt oberes und das andere unteres ist.

Resultat: Das Ergebnis dieser Versuche war stets das gleiche, an was für Sträuchern auch der Versuch ausgeführt sein mochte und welches Blatt auch zum oberen gemacht war, die Drehung trat immer ein.

Versuch 2: Ein Zweig wird so zurückgebogen, daß nunmehr die Oberseite der Blätter nach unten schaut. Auf diese Weise wird auch oberes und unteres Blatt vertauscht; das ursprünglich obere steht jetzt unten und das untere oben.

Resultat: Die sich entwickelnden Blattpaare drehen ganz normal.

Wurden an so befestigten Zweigen die bekannten Abschneideversuche vorgenommen, so trat auch hier das gleiche ein, was an normalen Zweigen eintritt. Der Versuch 2 wurde an verschiedenen Pflanzen vorgenommen, aber bei allen mit dem gleichen Erfolg. Die Versuche lehren uns, daß es die Lage im Raume allein ist, durch welche bestimmt wird, was unteres und was oberes Blatt ist. Statt oberes und unteres Blatt durch Zurückbiegen der Zweige zu vertauschen, kann man auch den Zweig um 180^0 tordieren, nur muß darauf geachtet werden, daß der Zweig auch gut fixiert ist. Es genügt nicht ein Festhalten der älteren Internodien, sondern vor allem müssen die jüngsten in der neuen Lage gehalten werden, weil sonst eine Torsion des Zweiges die alte Lage wieder herbeiführt.

Versuch 3: Ein Horizontalzweig mit Blattpaaren, welche gut gedreht haben, wird vertikal gestellt. Diese Vertikalstellung erreichte ich in folgender Weise. An den Zweig wurde ein Blumen-

draht von der nötigen Stärke so gelegt, daß das eine Ende etwa bis zur Mitte des jüngsten Internodiums ging. Hier und an den übrigen Internodien wird nun der Draht mit Baumwachs befestigt. Man hat es nun in der Hand, den Draht und mit ihm den Zweig zu biegen, wie und wo man will. Ich habe für gewöhnlich anfänglich nur das letzte Internodium vertikal gestellt, mich indes nicht mit dem Abschluß der Entwicklung dieses begnügt, sondern zumeist auch dafür gesorgt, daß auch die weiteren Internodien in vertikaler Stellung wuchsen. Dabei mußte natürlich die Drahtstütze jedesmal erneuert werden. Die Versuchspflanze war hier *Diervilla florida* und *Philadelphus Gordonianus*. In einem Versuche richtete ich nach der Entwicklung zweier Internodien die Zweige wieder horizontal, um zu sehen, ob diese Überführung in die ursprüngliche Lage eine Wirkung auf die Drehung habe.

Resultat: Das Ergebnis dieser Versuche war, daß in vertikaler Stellung die Drehung unterblieb. Das des letzten Versuches ist in Fig. 4 auf Taf. II dargestellt. Wir sehen, daß die Drehung in der Vertikalstellung unterblieben, während sie in der Horizontalstellung sofort wieder eingetreten ist.

Derselbe Versuch wird auch in der Weise vorgenommen, daß der Zweig zunächst vertikal, dann horizontal und nach der Ausbildung zweier Internodien wieder vertikal gestellt wurde. In der Vertikalstellung war die Drehung unterblieben, während sie in der Horizontallage in ganz normaler Weise eingetreten war. Zu diesen letzten Versuchen darf man nicht die so üppig wachsenden Wasserzweige verwenden, weil diese zu sehr das Bestreben haben, sich gleich wieder vertikal zu stellen, wenn sie künstlich horizontal gehalten wurden. Ich habe noch den folgenden Versuch gemacht, um zu zeigen, daß vertikale Triebe sofort zu drehen anfangen, wenn sie in horizontale Lage kommen.

Versuch 4): Eine ganze Pflanze von *Hypericum moserianum* wird horizontal gelegt und die Triebe künstlich horizontal gehalten.

Resultat: An allen neu entstandenen Internodien war die Drehung eingetreten, wie bei normalen Horizontaltrieben.

Es tritt also die Drehung sofort ein, sobald vertikale Triebe horizontal gestellt werden, wie sie anderseits sofort aufhört, sobald horizontale Triebe vertikal gestellt werden.

Es fragt sich weiter, ob die an horizontalen Trieben unter normalen Verhältnissen immer eintretende Torsion unter be-

stimmten Bedingungen ausbleibt? Einen derartigen Fall kennen wir ja bereits. Wenn das obere Blatt abgeschnitten wird, so bleibt die Drehung aus. Doch wir wollen diesen Fall einmal vor der Hand beiseite lassen und uns nur mit unverletzten Blättern abgeben.

Unsere erste Frage gilt der Untersuchung nach dem Einfluß des Lichtes auf den Drehvorgang. Um diesen Einfluß besser hervortreten zu lassen, muß unser Streben naturgemäß darauf gerichtet sein, die Schwerkraft auszuschalten. Nun hat aber Fitting (3) bekanntlich einwandfrei gezeigt, daß auf dem Klinostaten eine Geoperzeption stattfindet. Auch Kniep (5) fand kürzlich bestätigt, „daß Geoperzeption und Summation geotropischer Reize am Klinostaten möglich ist". Was wir auf dem Klinostaten ausschalten können, ist allein die einseitige Schwerkraftwirkung. Die letztere kann eine krümmende und eine tordierende Bewegung auslösen. Auf dem Klinostaten, wo die einseitige Wirkung der Schwerkraft beseitigt ist, können diese Bewegungen nicht auftreten. Daß auch eine Torsion von der Schwerkraft ausgelöst werden kann, zeigt ja das bekannte Beispiel der Fruchtknoten der Orchideen-Blüte, deren Torsion sofort aufhört, wenn die Pflanzen der einseitigen Einwirkung der Schwerkraft entzogen werden. Da diese Torsionen, wie Noll (9) zeigte, auch im Dunkeln vor sich gehen, dürften wir es hier mit echten geotropischen Torsionen zu tun haben. Zu entscheiden, ob Torsionen reine heliogene seien, dürfte nicht so einfach zu entscheiden sein, da wir die Schwerkraft auf unserer Erde nicht so vollkommen beseitigen können, als das Licht. Dieser Tatsache müssen wir uns bei allen Klinostatenversuchen bewußt bleiben. Daß wir es in den uns vorliegenden Untersuchungsobjekten mit dorsiventralen Organen zu tun haben, erleichtert die Untersuchung in bezug auf den Einfluß der Schwerkraft keineswegs, da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß diese sich anders als die bis jetzt allein zu Versuchen verwandten radiären Organe verhalten. Es liegt nun aber nichts im Wege, dieselben Versuche anzustellen, wie sie Noll mit den Blüten der Orchideen und anderer Pflanzen machte, bei welchen sich mit Hilfe von Klinostaten- und Verdunkelungsversuchen ein Einfluß der Schwerkraft mit Sicherheit feststellen ließ.

Zu diesen Versuchen benutze ich alle vier auf S. 353 genannten Hypericaceen, die sich leicht in Töpfen ziehen und deshalb auf den Klinostaten bringen lassen.

Versuch 5: Die Pflanze wird unter Ausschaltung der einseitigen Schwerkraftwirkung einseitig beleuchtet. Dies wird durch

einen vor den Klinostaten vorgebauten Kasten bewerkstelligt, der an der Vorderseite offen ist. Durch die Rückwand wird die horizontale Klinostatenachse durchgeführt. Die Pflanze wird nun derart befestigt, daß die Achse des Blumentopfes senkrecht zur Klinostatenachse steht, und daß ferner einige Horizontaltriebe ebenfalls zu letzterer senkrecht stehen und also während des Versuches eine Kreislinie beschreiben, die senkrecht zu den von vorn einfallenden Lichtstrahlen liegt. Die Umdrehungszeit des Klinostaten beträgt 16 Minuten.

Resultat: Die Drehung trat am Klinostaten bei den in Frage kommenden Zweigen vollständig ein. Nach Beendigung des Versuchs lagen die Blätter natürlich nicht in der Horizontalebene, sondern in der Vertikalebene.

In diesem Versuche ist somit keinerlei Einfluß der Schwerkraft festzustellen. Die Internodientorsionen der Zweige mit dekussierter Blattstellung unterscheiden sich also wesentlich von den Torsionen der Fruchtknoten, welche die Fruchtknoten der Orchideenblüte ausführen. Während diese letzteren nur bei einseitiger Schwerkraftwirkung ausgeführt werden, treten unsere Torsionen auch ohne diese ein, statt dessen finden wir einen maßgeblichen Einfluß der einseitigen Lichtwirkung. Doch sehen wir weiter zu! Nach diesem letzten Versuche müßte also bei Ausschluß der einseitigen Schwerkraftwirkung und bei diffuser Beleuchtung jede Drehung unterbleiben. Daß dies in der Tat der Fall ist, zeigt der folgende Versuch.

Versuch 6: Auf einem elektrischen Klinostaten, wie er im Institut der Universität Leipzig gebraucht wird, wurden zu beiden Seiten der horizontalen Klinostatenachse zwei Pflanzen so angebracht, daß sich in jedem Augenblick die Schwerkraft- und die Lichtrichtung änderten. Die Achsen der Pflanzen standen mit der horizontalen Klinostatenachse parallel. Um beide Pflanzen war ein aus weißem Papier verfertigter Kasten aufgestellt, der so eingerichtet war, daß in dem ganzen Bewegungsgebiet der Pflanzen möglichst diffuses Licht herrschte. Die Umdrehungszeit des Klinostaten wurde zudem so schnell gewählt, daß eine einseitige Lichtwirkung so gut wie ausgeschlossen war, sie betrug $3^1/_2$ Minuten.

Resultat: Die Drehung blieb in allen neu entstehenden Internodien aus.

Dieses Ergebnis bestätigt das, was uns bereits der vorige Versuch gezeigt hatte. Mit diesem Versuch ist noch keineswegs bewiesen, daß nicht auch die Schwerkraft dieselben Torsionen hervorrufen kann. Bei dem nächsten Versuche ließ ich deshalb die Schwerkraft auf die Pflanzen in normaler Weise einwirken, während eine einseitige Lichtwirkung ausgeschlossen wurde.

Versuch 7: In der Mitte unseres großen Tübinger Gewächshauses, das in seiner Längsausdehnung von West nach Ost sich erstreckt, wird ein 2 m langer, an beiden Seiten offener Kasten aus schwarzer Pappe, der einen quadratischen Querschnitt hat und im Lichten 1 m breit bezw. hoch ist, in der Richtung von West nach Ost aufgestellt. Unter diesem Kasten war genau in der Mitte der unteren Fläche der Klinostat aufgestellt, dessen vertikale Achse durch die Pappe in das Innere des Kastens geführt wurde. Auf dem Telleraufsatz stand die Pflanze. Der Klinostat führte in $2^1/_2$ Minuten eine volle Umdrehung aus, so daß also alle $1^1/_4$ Minuten die beiden gegenüberliegenden Seiten der Pflanze gleichstark beleuchtet wurden. Die Sonnenstrahlen konnten in der oben geschilderten Aufstellung nicht direkt in den Kasten einfallen, höchstens konnte die Morgen- und Abendsonne störend wirken. Um jede Beeinträchtigung des Resultats durch diese auszuschließen, wurden morgens und abends die Öffnungen auf beiden Seiten geschlossen.

Resultat: Auch in diesem Falle blieb die Drehung der Internodien aus.

Für die Hypericaceen dürfte demnach bewiesen sein, daß unter normalen Verhältnissen die Internodialtorsionen vorwiegend durch das Licht bedingt sind. Ob dies in der gleichen Weise auch für die Sträucher gilt, ist nicht ohne weiteres sicher. Wir können natürlich nicht einen Strauch auf den Klinostaten setzen. Wir müssen uns bei ihnen in anderer Weise helfen. Wir stellen deshalb als erste Frage, ob bei einseitiger Wirkung der Schwerkraft im diffusen Licht eine Drehung der Internodien eintritt, wir machen also einen dem vorigen Versuche entsprechenden Versuch, nur müssen wir in anderer Weise diffuses Licht herzustellen suchen. Ich verfuhr in der folgenden Weise.

Versuch 8: Durch unseren Hausmeister, der mir bei allen Versuchen mit seiner geschickten Hand zur Seite ging, ließ ich mir einen Kasten herstellen, dessen Inneres mit Spiegelglas allseitig ausgelegt war. Die Maße dieses Kastens waren die folgenden:

Länge = 38 cm; Breite = 20 cm; Höhe = 20 cm. Ich suchte einen schattigen, aber nicht zu dunklen Platz aus, der eine möglichst gleichmäßige Beleuchtung von beiden Seiten gestattete. Alle störenden Zweige wurden in einem Umkreis von einem Meter entfernt. Der Zweig von *Philadelphus coronarius* wurde nun so befestigt, daß das zu untersuchende Blattpaar genau in der Mitte des Kastens stand. Ich habe den Versuch 14 Tage verfolgt.

Resultat: Es hatten sich zwei Blattpaare entwickelt, aber von einer Internodiendrehung war nichts zu sehen.

Leider mußte nach 14 Tagen der Versuch aufgegeben werden, weil durch ein Quellen der Bretter des Kastens der obere Spiegel zerstört wurde und er im Falle den unteren Zweig abbrach. Aber es geht aus diesen Versuch schon hervor, daß auch hier gilt, was von den Hypericaceen mit Sicherheit gesagt werden konnte.

Wenn man die Pflanzen ins Dunkle bringt, darf natürlich keine Drehung eintreten. Meine Versuche, über die ich gleich berichten werde, haben mir dies auch bei allen daraufhin untersuchten Pflanzen bestätigt. Ich finde mich hier aber in einem Gegensatz zu Frank, der bei *Deutzia crenata* eine Torsion im Dunkeln beobachtet haben will. Wenn auch andere Autoren, wie de Vries und Schwendener und Krabbe davon sprechen, daß im Dunkeln bei den Zweigen mit dekussierter Blattstellung die Drehung unterbleibt, so stützt sich ihre Ansicht nicht auf eigene Versuche, sondern sie beziehen sich dabei auf den von Frank beschriebenen Versuch. Letzterer bog horizontale Triebe von *Deutzia scabra* auf den Boden und heftete sie hier fest. Über die Spitze des Zweiges stürzte er einen Blumentopf, dessen oberes Loch durch einen Korkstopfen und aufgeschüttete Erde und dessen untere Ränder ebenfalls durch angeschüttete Erde so verschlossen waren, daß kein Licht in das Innere des Topfes hineindringen konnte. Ich gebe seinen Versuch mit seinen eigenen Worten hier wieder: „Das jüngste deutliche Internodium hatte eben seine Drehung vollendet, das entfaltete Blattpaar stand horizontal, die Blätter mit der Oberseite zenitwärts gekehrt. Das folgende jüngere Internodium war noch ganz im Knospenzustande, sehr kurz, seine kleinen Blätter waren noch gar nicht entfaltet und noch an der oberen und unteren Kante inseriert. Es wurde nun auf die weitere Entwicklung dieses Internodiums während des Verweilens im Dunkeln geachtet. Nachdem die Triebe vom 24. Juni bis zum 20. Juli im Dunkeln zugebracht hatten, war das genannte Internodium in stark vergeil-

tem Zustande zur vollständigen Entwicklung gekommen und hatte dabei auch seine gewöhnliche Drehung ausgeführt, derart, daß die Insertionsebene seines Blattpaares horizontal stand. Die Flächenteile des letzteren hatten sich zwar bald mehr, bald weniger vollständig aus der Knospenlage entfaltet, aber nur geringe Dimensionen angenommen — die gewöhnliche Wirkung des Lichtmangels — aber die Stiele hatten die unten noch zu behandelnde Achsendrehung vollzogen, vermöge deren die Lamina horizontal mit der Oberfläche aufwärts zu liegen kommt" (S. 40). Im Anschluß an diesen Versuch gebe ich den von mir ausgeführten, der, wie gesagt, zu einem entgegengesetzten Ergebnis führte.

Versuch 8: Der Versuchszweig wurde in einen eigens zu diesem Zwecke hergestellten Kasten gebracht, der aus sehr festem Holz verfertigt und innen mit schwarzer Pappe ausgekleidet worden war. An der einen Seite hatte der Kasten eine Tür, die mit ihren treppenförmig ausgeschnittenen Rändern, ganz genau in eine entsprechende Vertiefung der Kiste eingepaßt war. Das Loch, durch welches der Zweig in das Innere der Kiste eingeführt wurde, lag an der Türöffnung, genau in der Mitte der hinteren Kistenwand. Der Zweig wurde an diesem Loch mit schwarzer Watte umgeben, um auch hier jeden Lichtzutritt abzuschneiden. Der Kasten konnte auf einem Gestell an jedem Versuchszweig angebracht werden. Die Versuche wurden nicht auf die von Frank benutzte Versuchspflanze *Deutzia scabra* beschränkt, sondern auch an *Philadelphus floribundus* und *Ph. Gordonianus* sowie an *Diervilla florida* wiederholt. Es wurden auch von mir zum Versuch nur solche Blattpaare gewählt, die noch nicht entfaltet waren, wo das obere Blatt noch auf dem unteren lag oder höchstens, wo sich das obere gerade zu erheben anfing. Die Beobachtungszeit erstreckte sich wie bei dem Versuche Franks über die Dauer eines Monats hinaus.

Resultat: Jede Torsion der Internodien unterbleibt.

Wenn Frank nicht zu diesem Schlusse kam, so lag dies meiner Ansicht daran, daß er seinen Zweig nicht frei im Raume sich entwickeln ließ. Ein Zweig, der auf dem Boden angeheftet ist, schiebt das jüngste Internodium mit den sich entwickelnden Blättern vor sich her. Dabei wird es kaum zu vermeiden sein, daß das untere Blatt, das im Dunkeln nicht in der horizontalen Ebene liegen bleibt, sondern sehr bald sich von dem Sproß abhebt, an dem Boden eine Reibung erfährt, die sehr leicht eine

Torsion mechanisch herbeiführen kann. Ich möchte dies vor allem aus den Worten Franks schließen, daß die Flächenteile des Blattes „sich bald mehr, bald weniger vollständig aus der Knospenlage entfernt hatten“. Die Blattfläche des oberen Blattes zeigte bei meinen Versuchen eigentümliche Formen, die in ähnlicher Form bei einem anderen Versuch auftraten und auf Taf. II in Fig. 5 dargestellt sind. Vielleicht auch hat sich Frank durch diese Blattflächenkrümmungen täuschen lassen. Für gewöhnlich lag bei meinen Versuchen das obere Blatt dabei stark nach einer der beiden Seiten. Eine Drehung der Internodien war aber in keinem einzigen Falle zu sehen. Nach dem Ergebnis der von mir angestellten Versuche mit diffusem Licht kann, glaube ich, an einem Irrtum Franks kein Zweifel mehr bestehen.

Diese Versuche zeigen uns eines mit aller Klarheit, daß nämlich sowohl bei den krautigen Hypericaceen als auch bei den untersuchten Sträuchern ohne einseitige Beleuchtung niemals Internodialtorsionen eintreten, und daß die Schwerkraft nicht für sich allein eine Drehung der Internodien herbeizuführen vermag. Es trifft also nicht zu, was Schwendener und Krabbe von diesen Torsionen sagen, daß sie nämlich bei Ausschluß des Lichtes auch eintreten, daß es neben heliotropischen auch geotropische Internodiendrehungen gebe.

Was lag nach dieser Erkenntnis näher, als nunmehr das Licht in ganz verschiedener Weise einseitig einfallen zu lassen.

Versuch 9: Ein Zweig von *Hypericum IV* wird statt von oben von unten beleuchtet. Zu den Versuchen mit dieser Topfpflanze dienten kleine aus Blech verfertigte Kästen, die an der einen Seite zum Durchstecken des Zweiges einen kleinen Spalt besaßen, der durch einen Schieber verschlossen werden konnte. Diese Kästchen konnten vermittels eines gewöhnlichen Stativs überall und in den verschiedensten Anordnungen an die Pflanze gebracht werden, wie dies aus Fig. 3 auf Taf. II hervorgeht, wo mehrere solcher Kästen in verschiedener Weise an einer Pflanze angebracht sind.

Resultat: Das Resultat der Beleuchtung von unten war, daß die Drehung unterblieb.

Wenn das Licht allein in einseitiger Beleuchtung eine Drehung herbeizuführen vermag, so sollte eigentlich in diesem Versuch die Drehung eingetreten sein. Wir haben also nach den Ursachen zu suchen, warum die Drehung unterblieben ist.

Das obere Blatt verblieb in der anfänglichen horizontalen Lage, während das untere Blatt sich vom Sproß abhob und mit ihm einen immer größer werdenden Winkel bildete. Dieser Winkel blieb hier nicht nur ca. 90°, wie er im Normalfalle beim oberen Blatt betrug, sondern er erreichte oft nicht weniger wie 150°, einen Winkel, bei dem nun die Oberseite des unteren Blattes fast senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stand.

Dasselbe Resultat erhielt ich auch an den anderen Hypericaceen und den Sträuchern. Bei letzeren wurden Holzkästen benutzt, ganz ähnlich, wie sie auch zur vollständigen Verdunkelung (Versuch 8, S. 382) benutzt worden waren, nur war natürlich bei diesen die untere Wand fortgelassen. Die Drehung der Internodien blieb immer aus, trotzdem oft mehrere Internodien in dieser Beleuchtung zur Entwicklung gekommen waren. Die Stellung des oberen und unteren Blattes war bei den strauchartigen Pflanzen die gleiche wie bei den krautartigen Hypericaceen, d. h. das untere Blatt schlug sich ganz zurück, während das obere in seiner anfänglichen horizontalen Lage verblieb. Diese wird bei weiterem Wachsen der Internodien bei einigen Pflanzen mehr oder weniger aufgegeben, das obere Blatt nimmt eine Lage und Gestalt an, wie dies in Fig. 5 auf Taf. II dargestellt ist. Doch tritt diese Erscheinung erst später ein und ist ziemlich sicher eine Folge der herabgesetzten Beleuchtung. Wir fanden dieselbe Erscheinung bereits bei der vollständigen Verdunkelung, woselbst wir ja auch auf diese Erscheinung hingewiesen haben.

Wenn wir nun fragen, warum die Drehung bei einer Beleuchtung von unten nicht eintritt, so kann gar manches als Ursache in Frage kommen. Wir könnten denken, daß durch das Zurückneigen des unteren Blattes ein zu großes Gegengewicht entstünde, das die normale Drehung verhinderte. Es wäre aber auch möglich, daß durch das Zurückneigen des unteren Blattes dieses sowohl, wie auch das obere bereits in den richtigen Lichtgenuß gekommen ist und eine Drehung deshalb unterbleibt, weil nunmehr keine Veranlassung dazu vorhanden ist.

Das Gewicht des unteren Blattes können wir leicht in der bekannten Weise ausschalten, indem wir das untere Blatt in der Horizontallage festhalten, in der gleichen Weise wie wir dies bei dem oberen bei normaler Beleuchtung getan hatten (Versuchsr. 7, S. 370). Auf diese Weise schalten wir aber nicht allein das Gewicht aus, sondern wir verhindern auch, daß das untere und obere Blatt in

eine solche Lage kommt, daß die Oberseite die Lichtstrahlen gleich in der richtigen Weise empfängt. Wenn wir so die beiden möglichen Ursachen auf einmal entfernen, so wird uns der Versuch nicht sagen, welche von diesen beiden in Frage kommt, wohl aber, ob sie überhaupt in Frage kommen.

Versuch 10: Das obere Blatt wird auf das untere genäht, oder auch das untere Blatt wird durch einen Faden in der horizontalen Lage gehalten und der Zweig von unten beleuchtet. Die Versuche werden an mehreren Versuchspflanzen vorgenommen. Wir wollen jedoch hier einstweilen nur die von uns verwandten Hypericaceen ins Auge fassen.

Resultat: Bei den Hypericaceen trat die Drehung normal ein.

Für diese Pflanzen kommt also sicherlich eine der obigen Ursachen in Betracht. Der nächste Versuch wird zeigen, daß nur die zweite der genannten Ursachen in Frage kommen kann. Wir gehen aus von dem normalen Fall und fragen uns, ob auch hier die Drehung ausbleibt, wenn man etwa das obere Blatt in eine solche Stellung bringt, wie sie das untere bei einer Beleuchtung von unten einnimmt.

Versuch 11: Das obere Blatt hat sich um einen gewissen Winkel erhoben. Das Blatt wird weiter zurückgebogen, so daß nunmehr der Winkel ca. 150° beträgt und die Oberseite dem Licht zugewandt ist. In dieser Lage wird es durch eine Drahtschlinge gehalten, die durch die Spitze des oberen Blattes und unter dem jüngsten oder nächst älteren Internodium geführt ist.

Resultat: Jede Drehung des Internodiums unterbleibt.

Es ist also nicht das Gewicht des unteren Blattes, sondern die Lage des Blattes zum Licht, die eine Drehung verhindert. Wenn also die Lichtstrahlen die Oberseite des Blattes treffen, unterbleibt jede Torsion des Internodiums; eine solche tritt nur ein, wenn die Unterseite von den Lichtstrahlen getroffen wird.

Nun muß aber gleich eine Einschränkung dieses Satzes gemacht werden. Der Versuch 11 wurde an allen Pflanzen mit gleichem Ergebnis durchgeführt, nicht indes der Versuch 10. Während bei den Hypericaceen in der dort geschilderten Versuchsweise immer eine Drehung eintrat, unterblieb diese, sobald die *Philadelphus*-Arten verwandt wurden. Bei diesen trat eine Drehung auch in jener Versuchsanordnung niemals bei einer Beleuchtung von

unten ein. Hier kommt also keine der beiden obigen Ursachen in Betracht. Man kann hier nicht eine Internodiumdrehung herbeiführen, wenn die Lichtstrahlen die Unterseite des unteren Blattes treffen. Während also der obige Satz für die Hypericaceen vom unteren und oberen Blatt gilt, hat er bei den *Philadelphus*-Arten, an diesen wurde der Versuch zunächst allein von den Sträuchern ausgeführt, nur für das obere Blatt Gültigkeit. Hier liegt demnach zwischen den Hypericaceen und den *Philadelphus*-Arten ein prinzipieller Unterschied vor.

Sehr schön zeigten auch die beiden folgenden Versuche, daß dem so ist.

Versuch 12: Es wird das obere Blatt von *Hypericum IV* abgeschnitten, das untere durch einen Faden in der Horizontalebene gehalten und so der Zweig von unten beleuchtet.

Resultat: Die Drehung des Internodiums trat normal ein.

Versuch 13: Der gleiche Versuch wird an *Philadelphus floribundus* ausgeführt.

Resultat: Die Drehung des Internodiums unterblieb. Das untere Blatt suchte durch Umrollen der Seiten die Oberseite ans Licht zu bringen, so wie dies Fig. 6 auf Taf. II zeigt.

Auch diese Versuche lassen deutlich erkennen, daß bei den *Philadelphus*-Arten nur das obere Blatt die Fähigkeit hat, Torsionen zu veranlassen, während diese Fähigkeit dem unteren vollkommen abgeht.

Diese Fähigkeit ist nicht etwa eine von Haus aus gegebene, sondern wir haben feststellen können, daß die Rollen sofort vertauscht werden, wenn das ursprünglich obere in die Lage des ursprünglich unteren künstlich gebracht wird (vgl. Versuch 1 u. 2). Aus alledem können wir den Satz aufstellen, daß bei den *Philadelphus*-Arten nur das obere Blatt und zwar allein bei einer Beleuchtung der Unterseite die Drehung der Internodien herbeizuführen vermag, dabei hängt es von der Lage der Blätter zur Schwerkraftsrichtung ab, was unteres und was oberes Blatt ist.

Wie die *Philadelphus*-Arten, so verhalten sich anscheinend auch noch andere Sträucher. Die Versuche wurden nicht an allen Sträuchern wiederholt. Es scheint das gleiche von den *Lonicera*-Arten zu gelten. Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, daß

auch hier eine genauere Untersuchung noch Unterschiede herausbrächte.

Wir wollen nunmehr einmal Halt machen und zunächst eine andere Frage einschalten, nämlich die nach dem Ort, an welchem der Lichtreiz aufgenommen wird. Wir haben in dem obigen Satze bereits mehr gesagt, als wir zu sagen vermögen. Wir haben gesagt, daß das Blatt den Reiz aufnimmt. Es müßte demnach eine Reizleitung von dem Blatt durch den Stiel in das Internodium stattfinden. Wenngleich wir bereits aus mehreren Versuchen auf eine Reizleitung schließen konnten, so ist diese Frage doch noch nicht so ohne weiteres klar gestellt; es sei deshalb hier auf sie zunächst eingegangen.

Bei den Hypericaceen scheint die Internodiendrehung allein vom Lichte abhängig zu sein. Irgend eine Beteiligung der Schwerkraft konnte nicht nachgewiesen werden. Ich erinnere nur daran, daß die Torsion auch auf dem Klinostaten bei einseitiger Beleuchtung eintrat (Versuch 5). Wenn der Reiz nicht in den Blättern, sondern in den Internodien aufgenommen wird, so muß jede Drehung unterbleiben, wenn wir das Internodium gut verdunkeln.

Versuch 14: Ich habe diese Verdunkelung der Internodien in der verschiedensten Weise vorgenommen. Einmal wurden die Internodien mit einer schwarzen Papierhülle umgeben, ein andermal wurde die Verdunkelung durch schwarze Watte bewerkstelligt. Natürlich wurde streng darauf geachtet, daß die Bewegungsfähigkeit der Internodien nicht beeinträchtigt wurde. Die Verdunkelung ist bei diesen Pflanzen nicht sehr leicht auszuführen, weil die Blätter und Internodien sehr klein sind. Immerhin glaube ich, daß in der größeren Anzahl von Versuchen einige sich befanden, wo die Verdunkelung vollständig war.

Resultat: In keinem einzigen Falle konnte eine Beeinflussung der Internodiendrehung durch die Verdunkelung der Internodien wahrgenommen werden.

Versuch 15: Besser ließen sich die gleichen Versuche mit den größeren Internodien der Sträucher *Philadelphus* und *Diervilla* ausführen. Um hier eine weitere Erleichterung zu haben, wurde verhindert, daß das obere Blatt sich erhob, was, wie wir wissen, keine Beeinträchtigung der Drehung zur Folge hat. Die Internodien wurden zuerst mit einer Schicht schwarzer Watte umgeben,

welche außen von einer Hülle aus schwarzen Papier zusammengehalten wurde. So ließ sich auch die Stelle gut abschließen, wo die beiden Blattstiele an das Internodium ansetzen. Da die Torsion in dem der jungen Blattfläche am nächsten liegenden Teil des Internodiums erfolgt, muß streng darauf geachtet werden, daß diese Stelle während des ganzen Versuches auch wirklich dunkel bleibt. Weil nun das Internodium stark in die Länge wächst, ist besondere Vorsicht geboten. Dadurch, daß ich die Umhüllung allein an den Blattstielen des jüngsten Blattpaares lose befestigte, wurde bewirkt, daß bei der Streckung der Internodien, die eine notwendige Befreiung eines Teiles des Internodiums von der Umhüllung mit sich bringen mußte, nur die dem nächst älteren Blattpaare anliegenden Teile bloßgelegt wurden.

Resultat: Auch diese Versuche führten zu keinem anderen Ergebnis. Die Torsion trat normal ein.

Wir haben früher mit Sicherheit nachgewiesen, daß eine Drehung ohne Licht nicht eintritt. Wenn sie in diesem uns vorliegenden Falle, wo das Internodium verdunkelt war, trotzdem eintrat, so sagt uns dies, daß der Reiz nicht direkt in den Internodien, sondern in der Blattfläche aufgenommen wird, von wo er weiter in die Internodien geleitet wird.

Weitere Versuche lassen sich schwerlich machen. Ich habe wohl versucht, die Blattflächen allein zu verdunkeln, indes stoßen diese Versuche auf die Schwierigkeit, daß die Umhüllung nicht leicht genug gewählt werden kann, so daß eine Torsion mechanisch herbeigeführt wird. Zudem dürften weitere Versuche überflüssig sein; denn aus den früheren geht bereits mit Sicherheit hervor, daß der Reiz nur in den Blättern aufgenommen wird. Wie will man anders die festgestellte Tatsache verstehen, daß die Drehung immer nur bei Beleuchtung einer Seite der Blattfläche eintritt, als daß man annimmt, die Blattflächen seien das perzipierende Organ. Der Einwand, daß im Versuch 11 durch das Überschlagen des oberen Blattes eine Verdunkelung des Internodiums herbeigeführt sei, ist nach dem obigen Versuch belanglos, wo gezeigt werden konnte, daß selbst bei vollständiger Verdunkelung des Internodiums die Drehung normal eintritt. Nach alle dem kann mit Sicherheit gesagt werden, daß das Blatt das reizaufnehmende Organ ist, und daß von hier aus der Reiz durch die Blattstiele in die Internodien geleitet wird.

Wenn also bei den Hypericaceen die Drehung der Internodien nicht eintritt, sobald das obere Blatt entfernt ist, so liegt dies daran, daß kein Reiz aufgenommen wird, denn das untere Blatt erhält in der gewöhnlichen Lage keinen Reiz zu einer Torsion des Internodiums, da die Oberseite stärker beleuchtet ist als die Unterseite. Der Reiz tritt aber sofort auf, wenn wir die Lichtstrahlen die Unterseite des Blattes treffen lassen, also sobald der Zweig von unten beleuchtet wird.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den *Philadelphus*-Arten. Hier ist nur ein Blatt reizaufnahmefähig, und wenn wir das obere Blatt abschneiden, haben wir nicht eines der reizaufnehmenden Organe entfernt, sondern das reizaufnehmende Organ. Bei diesen Pflanzen besteht ein merkwürdiger Unterschied zwischen unterem und oberem Blatt, ein Unterschied, wie er bei den Hypericaceen nicht vorhanden ist. Hier gelingt es, wie wir sahen, nicht durch eine Beleuchtung von unten eine Drehung der Internodien herbeizuführen. Nur das obere Blatt kann den Reiz aufnehmen. Da wir nun aber beliebig eines der beiden Blätter zum oberen bezw. unteren machen können, haben wir es auch in der Hand, eines, aber jedesmal nur eines der beiden Blätter reizaufnahmefähig zu machen. Es erhält hier das Blatt durch die Lage zur Schwerkraftsrichtung erst die Fähigkeit, einen Lichtreiz aufzunehmen. Wir können uns etwa vorstellen, daß die Schwerkraftsrichtung das Blatt von der Unterseite zur Oberseite durchdringen muß, damit es reizaufnahmefähig wird. Es könnte dabei die Schwerkraft in dem oberen Blatt erst diese Aufnahmefähigkeit hervorrufen, es könnte aber auch sein, daß beide Blätter an und für sich in gleicher Weise zur Aufnahme des Reizes befähigt sind, daß indes im unteren Blatte dadurch, daß dieses in umgekehrter Richtung von der Schwerkraft durchdrungen wird, die Aufnahmefähigkeit für den Reiz ausgelöscht oder doch herabgesetzt wird. Wir werden in einem späteren Versuche (Vers. 21) sehen, daß diese letzterer Annahme die wahrscheinlichere ist.

Die nächsten Versuche sollten feststellen, wie eine Beleuchtung von der Seite auf einen horizontalen Zweig einwirkt.

Versuch 16: Ein Exemplar von *Hypericum calycinum* wird in einen einseitig offenen Kasten gestellt und dort längere Zeit wachsen gelassen.

Resultat: Die Drehung der neu entstandenen Internodien aller Horizontaltriebe war ganz normal eingetreten, nur standen die Blatt-

flächen nicht mehr in der Horizontalebene, sondern senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen.

Wurde nur ein Zweig in einen einseitig offenen Kasten eingeführt in der Weise, wie es aus Fig. 3a auf Taf. II zu ersehen ist, so war das Resultat dasselbe, sobald man verhinderte, daß die seitlich in den Kasten einfallenden Lichtstrahlen die Oberseite des vorderen Blattes, wenn dieses sich vom hinteren erhoben hatte, trafen. Man hat bei den verwandten Blechkästen ein sehr einfaches Mittel, diese seitlichen Lichtstrahlen von der Oberseite des Blattes abzuhalten. Man braucht nur einen die ganze Vorderseite des Kastens verschließenden Schieber anzubringen und diesen immer bis zur Spitze des Zweiges von der der Pflanze abgewandten Seite eingeführt zu halten. Diese Versuche bestätigen, daß bei den Hypericaceen die Drehung der Internodien vom Licht abhängig ist.

Versuch 17: Ein junger Zweig von *Diervilla florida* wird vermittels eines der uns bekannten Kästen seitlich beleuchtet. Die Blattbewegungen wurden bei zwei sich neu entwickelnden Blattpaaren verfolgt. Auch hier wurde darauf geachtet, daß nicht die seitlichen Strahlen das Resultat beeinflussen. Es wurde deshalb vor den Kasten ein schwarzes Papier gespannt, das die Vorderseite des Kastens bis zur Spitze des Zweiges abschloß. Natürlich mußte das Papier wegen des Wachstums des Zweiges von Zeit zu Zeit verschoben werden.

Resultat: Das Resultat dieses Versuches zeigt uns die Fig. 8 auf Taf. II. Als der Versuch angesetzt wurde, hatte Blattpaar 1 und 2 gut gedreht. Das Blattpaar 3 hatte sich noch nicht entfaltet. Sehr bald nach Beginn des Versuchs erhob sich das obere Blatt vom unteren und führte um den Blattstiel eine Drehung von 90° aus, so daß nunmehr die Blattfläche senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stand; es nahm eine Stellung ein, wie sie das obere Blatt des mit 4 bezeichneten Blattpaares in dem Bilde zeigt. Das untere blieb dabei in seiner Stellung liegen. Nach 3 Tagen bemerkte ich, daß das obere Blatt sich nach vornüber neigte. Diese Bewegung ging schließlich soweit, daß das Blatt mit der Oberseite nach unten in der Horizontalebene lag. Die in dem Blattstiel vorher ausgeführte Drehung wird nun wieder rückgängig gemacht, so daß die Lage des Blattes nun die ist, wie sie uns in der Abbildung entgegentritt. Das beschriebene Vornüberneigen des Blattes

und die dadurch hervorgerufene Verlegung der Insertionsebene aus der vertikalen in die horizontale Lage war nun aber nicht durch eine Torsion des betreffenden Internodiums erfolgt, sondern dadurch, daß das vorige Blattpaar 2, das seine Drehung vollständig vollendet hatte, nunmehr seine Internodientorsion wieder zum Teil aufhob und durch diese Bewegung sein hinteres Blatt in einen besseren Lichtgenuß brachte. Ein Blick auf das Bild zeigt, daß die beiden Blattpaare 2 und 3 ungefähr senkrecht zueinander stehen. Dasselbe gilt auch von dem Blattpaar 3 und 4. Bei dem vierten Blattpaar ist das Überneigen nach einer Seite unterblieben; das vorige dritte Blattpaar hat sich, so gut es konnte, Lichtgenuß verschafft und beeinflußt nun nicht mehr die Bewegung des folgenden Blattpaares, wie dies das zweite bei dem dritten getan hatte. Nur die Drehung um den Blattstiel um 90° ist auch hier eingetreten. Das untere Blatt dieses Blattpaares hat sich zurückgeschlagen und eine unregelmäßige Form angenommen. Überblicken wir den ganzen Versuch, so müssen wir sagen, daß bei einer Beleuchtung von der Seite bei *Diervilla* eine Drehung der Internodien unterbleibt.

Man wird nun fragen, warum bei den Hypericaceen die Drehung normal eintrat und warum sie bei *Diervilla* ausblieb. Wir sahen, daß bei *Diervilla* gleich eine Drehung um den Blattstiel einsetzte, der das Blatt in den richtigen Lichtgenuß brachte. Mit dieser Drehung wurde aber jeder Reiz zu einer Internodiumdrehung genommen. Durch die nachträgliche Bewegung des zweiten Blattes kam das vierte Blattpaar in dieselbe Lage, in welcher das vorhergehende Blattpaar zu Anfang des Versuches stand. Infolgedessen war auch hier durch die Drehung des Blattstiels der Reiz zu einer Internodiumdrehung genommen. Bei den Hypericaceen trat diese Drehung um den Mittelnerv nicht sofort ein, infolgedessen blieb hier der Reiz zu einer Internodiendrehung erhalten. Es liegt auch beim normalen Drehvorgang hier ein kleiner Unterschied zwischen den Hypericaceen und *Diervilla*-Arten vor. Während bei letzteren die Drehung um den Mittelnerv während der Internodiendrehung vor sich geht, setzt bei ersteren jene nach der Vollendung der Internodiendrehung ein. Dieser kleine Unterschied könnte in den obigen Versuchen die verschiedenen Resultate herbeigeführt haben. Wir könnten aber auch denken, daß die Schwerkraft hier im Spiele sei. Sehr lehrreich wäre in dieser Hinsicht der Versuch gewesen, das Blattpaar in einer solchen Lage zu halten, daß es nunmehr senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stand, wobei die

Lichtstrahlen die untere Seite des vorderen Blattes trafen. Ich hatte den Versuch in folgender Weise angesetzt. Zunächst ließ ich bei seitlicher Beleuchtung ein Blattpaar sich soweit entwickeln, daß die Blattflächen senkrecht zum einfallenden Licht standen, wobei, wie im vorigen Versuch, die Lage der Insertionsebene sich nicht änderte. Durch Festhalten der vorhergehenden Blattpaare in ihrer Lage wurde jetzt aber verhindert, daß die Insertionsebene des nächst jüngeren Blattpaares durch Drehung der vorhergehenden aus der Horizontalebene kam. Das vordere Blatt wurde nun durch einen nach der Seitenwand der Kiste geleiteten Faden gehindert, sich zu erheben. Leider konnte dieser Versuch nicht zu einem glücklichen Ende geführt werden, da mir der Versuchszweig abgebrochen wurde. Eine Wiederholung ging deshalb nicht, weil es mir in der bereits vorgerückten Jahreszeit an einem zum Versuch geeigneten Zweig fehlte. Ich werde indes sehr bald Gelegenheit finden, zu zeigen, daß bei den *Diervilla*-Arten eine Schwerkraftwirkung nicht in Frage kommen kann.

Folgenden Versuch habe ich noch mit *Philadelphus floribundus* ausgeführt.

Versuch 18: Von einem noch im Knospenzustand befindlichen Blattpaar wird das obere Blatt abgeschnitten und nun der Zweig durch einen kleinen Blechkasten, wie er zu den anderen Versuchen benutzt wurde, seitlich beleuchtet. Auch hier wurde darauf geachtet, daß die Lichtstrahlen genau parallel der Blattfläche einfielen.

Resultat: Die Torsion des Internodiums bleibt aus, wie dies auch nicht anders zu erwarten war. Es blieb nun aber auch die Drehung des Blattstiels aus, so daß die Blattfläche während des ganzen Versuchs ihre alte Lage beibehielt.

Wurde der ganze entsprechende Versuch mit *Hypericum IV* ausgeführt, so trat die Drehung normal ein. Hier tritt zwischen den Hypericaceen und den *Philadelphus*-Arten derselbe Unterschied wieder hervor, wie in den vorigen Versuchen. Die Drehung um den Mittelnerv scheint beim unteren Blatt in derselben Weise von der Schwerkraft abhängig zu sein. Es lag nicht in meiner Absicht, dieses abweichende Verhalten der *Philadelphus*-Arten in allen Einzelheiten zu untersuchen. Ich begnüge mich damit, zu zeigen, daß auch bei diesen Pflanzen das Licht den ausschlaggebenden Faktor bildet, daß aber außerdem noch die Schwerkraft insofern eine Rolle spielt, als sie bestimmt, welches Organ den Reiz aufzunehmen vermag.

Bei einer Beleuchtung von vorn, die Spitze des Zweiges gegen das einfallende Licht gerichtet, war das Resultat immer das gleiche. Wenn die Lichtstrahlen genau parallel einfielen, so trat niemals eine Torsion ein. Das obere Blatt erhob sich vom unteren und war so in der richtigen Lichtlage; es fehlte damit auch der Reiz zum Weiterdrehen. Bei *Hypericum IV* trat in einem Falle eine Drehung der Internodien ein. Dies lag indes daran, daß die Öffnung des Kastens zu groß war, so daß die schräg von oben einfallenden Strahlen als Reiz wirkten. Wurde der Versuch so gemacht, daß diese oberen Strahlen ausgeschaltet blieben, so trat niemals eine Drehung ein.

Bisher haben wir nur bei den Horizontalzweigen einseitige Beleuchtung angewandt. Wir dürfen indes auch wertvolle Aufschlüsse von vertikalen Sprossen, die für gewöhnlich nicht drehen, erwarten. Wir verstehen nun, warum ein vertikaler Sproß unter normalen Verhältnissen nicht dreht. Bei der Entfaltung der Knospe liegen ja oberes und unteres Blatt bereits in der richtigen Lichtlage, ein Reiz zum Drehen ist nicht vorhanden. Es fragt sich, ob unter keinen Umständen bei von der Natur vertikalen oder künstlich vertikal gestellten Zweigen eine Drehung zu erzielen ist. Wir halten uns zunächst wieder an die Hypericaceen.

Versuch 19: Ein vertikaler Zweig wird in der bekannten Weise durch einen Blechkasten einseitig beleuchtet (siehe Fig. 3 *b*, Taf. II).

Resultat: Die Drehung trat normal ein, wenn man in ähnlicher Weise wie in Versuch 16 diesmal durch einen von oben in die Vorderseite des Blechkastens eingeschobenen Schieber dafür sorgt, daß die schräg von oben in den Kasten einfallenden Lichtstrahlen nicht die Oberseite des vorderen Blattes treffen. Dasselbe erreicht man auch, wenn das vordere Blatt auf das hintere genäht wird.

Werden diese Vorsichtsmaßregeln nicht angewandt, so bleibt die Drehung der Internodien aus, das vordere Blatt senkt sich dann einfach nach unten und sucht so das Blatt in den richtigen Lichtgenuß zu bringen.

Wie verhalten sich die anderen Pflanzen?

Versuch 20: Ein Horizontalzweig von *Philadelphus coronarius* wird vertikal gestellt und einseitig beleuchtet.

Resultat: Das Resultat ist uns in Fig. 7 auf Taf. II dargestellt. Eine Drehung ist nicht eingetreten. Das vordere Blatt

senkt sich nach unten und die Blattfläche krümmte sich zurück wie dies aus der Figur zu ersehen ist.

Die Versuche wurden an mehreren *Philadelphus*-Arten und an *Diervilla florida* wiederholt mit dem Resultat, daß jede Drehung unterblieb. Der Grund für das Ausbleiben der Drehung kann auch hier daran gelegen haben, daß durch das Herabneigen des vorderen Blattes dieses in den richtigen Lichtgenuß kam. Die Drehung müßte demnach sofort eintreten, wenn das vordere Blatt wieder an dem Herabneigen gehindert würde.

Versuch 21: Ein vertikal gerichteter Horizontalzweig wird einseitig beleuchtet, das vordere Blatt durch einen vertikalen Faden aufrecht gehalten, so daß auf die Unterseite des vorderen Blattes die Lichtstrahlen senkrecht auffallen. Der Versuch wird an *Philadelphus coronarius* und an *Diervilla florida* ausgeführt.

Resultat: Das Ergebnis dieses Versuches war bei beiden Versuchspflanzen das gleiche. Das Internodium dreht ganz normal.

Dieses Resultat für *Philadelphus* fällt uns auf, da wir doch hier früher einen Einfluß der Schwerkraft festgestellt hatten. Wenn der Zweig vertikal gestellt ist, können wir nicht mehr von einem oberen und unteren Blatt sprechen. Anfänglich diskutierten wir darüber, wie es komme, daß bei einer gewissen Lage zur Schwerkraftrichtung das eine Blatt reizaufnahmefähig sei und das andere nicht. Wir sagten, daß es möglich sei, daß die Schwerkraft das obere Blatt erst reizaufnahmefähig mache, daß aber auch andererseits die Schwerkraft im unteren Blatt die Reizaufnahmefähigkeit, die an und für sich in beiden Blättern vorhanden sei, hier durch das entgegengesetzte Durchdringen auslöschen könne. In der Tat scheint das letztere der Fall zu sein; denn in der vertikalen Lage werden die Blätter in einer indifferenten Weise von der Schwerkraft getroffen. Wenn in diesem Falle die Drehung der Internodien eintritt, so sagt uns dies, daß nunmehr der vorige Unterschied nicht mehr vorhanden ist. Der Versuch hatte zudem das gleiche Ergebnis, ob nun das normal obere oder das untere Blatt zum vorderen Blatt gemacht wurde.

In den letzten Versuchen haben wir uns immer bemüht, die Lichtstrahlen genau senkrecht auf die Unterseite des reizaufnehmenden Blattes fallen zu lassen. Zu einer Drehung der Internodien ist nun ein solcher senkrechter Einfall der Lichtstrahlen nicht nötig, wie die folgenden Versuche zeigen.

Versuch 22: Ein noch im Knospenzustand befindliches Blattpaar von *Philadelphus floribundus* wird zusammen genäht und der Zweig soweit wie möglich in einen der oben beschriebenen Blechkästen gebracht, der ganz am hinteren Ende des Zweiges durch einen kleinen Spalt den Lichtstrahlen Einlaß gibt.

Resultat: Die Drehung tritt normal ein.

Fielen die Lichtstrahlen nicht unter einem spitzen Winkel von hinten, sondern von vorn ein, so trat in der gleichen Weise die Drehung ein. Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß es weniger auf eine senkrechte Richtung der Lichtstrahlen ankommt, als vielmehr auf einen Unterschied in der Beleuchtung zwischen Ober- und Unterseite des Blattes. Der Reiz tritt danach ein, wenn ein Unterschied in der Beleuchtung zwischen Ober- und Unterseite vorhanden ist.

Auch die Versuche, das Licht schräg seitwärts einfallen zu lassen, führten zu keinem anderen Ergebnis [1]).

Daß in der Tat immer dann ein Reiz aufgenommen wird, wenn die Unterseite des Blattes stärker beleuchtet wird als die Oberseite, geht besonders schön aus dem folgenden Versuch hervor.

Versuch 23: Eine Pflanze von *Hypericum IV* wird in umgekehrter Stellung durch ein Stativ gehalten. Die jetzt nach unten schauenden Vertikaltriebe wachsen in einen nur oben offenen Kasten hinein. So wird die Unterseite allein beleuchtet und die Blätter werden durch die umgekehrte Lage der Pflanze an einem wirksamen Emporheben der Blätter gehindert.

Resultat: Es tritt eine weit über 90° betragende Drehung der Internodien ein. In einem Falle betrug diese sogar 270°.

Natürlich kann die Drehung nicht beliebig weit fortgesetzt werden. Je größer die Drehung des Internodiums wird, um so größer muß auch die Kraft sein, diese weiter zu vergrößern. Die Kraft ist nun aber, wie wir feststellten, nicht sehr groß, deshalb wird der weiteren Drehung schon bald ein Ende gesetzt werden.

---

1) Diese Versuche stellte ich an, um etwas Näheres über die Ursachen der abwechselnden Links- und Rechtsdrehung zu erfahren. Sie führten jedoch zu keinem einheitlichen Resultat und waren nicht in solcher Zahl ausgeführt, daß sichere Schlüsse aus ihnen hätten gezogen werden können. Ich gedenke diese Frage in den nächsten Sommern weiter zu verfolgen.

Überblick der bisherigen Resultate und daran angeschlossene Bemerkungen.

Wenn wir nun am Schluß der Versuche über die Internodientorsionen die gewonnenen Resultate überblicken, so sehen wir, daß nur das Licht einen wesentlichen Anteil am Drehvorgang hat. Irgend ein Einfluß der Schwerkraft auf den Drehprozeß konnte nicht gefunden werden. Der Satz, daß die Internodientorsionen allein vom Licht verursacht werden, hat alle Wahrscheinlichkeit für sich. Ohne Licht tritt in keinem Falle eine Drehung der Internodien ein. Auch bei den *Philadelphus*-Arten liegt keine Ausnahme von dieser Regel vor, jedoch tritt hier der merkwürdige Fall ein, daß nicht, wie bei den meisten Pflanzen, beide Blätter in ihrer normalen Lage in der gleichen Weise befähigt sind, den Reiz zum Drehen aufzunehmen, sondern nur das obere. Es wurde aber das untere sofort reizaufnahmefähig, wenn man es in die Lage des oberen brachte. Welches Organ reizaufnahmefähig ist, hängt demnach von der Lage zur Schwerkraftrichtung ab. Gibt man dem Blatt eine zur Schwerkraftrichtung indifferente Lage, so ist dieser Unterschied beseitigt, in dieser Stellung sind beide Blätter in gleicher Weise befähigt, den Reiz aufzunehmen, in diesem Falle verhalten sich die Blätter ganz gleich denen der übrigen Pflanzen. Abgesehen von diesem eigenen Verhalten ist der Drehvorgang auch hier ganz analog dem der Hypericaceen.

Das Gewicht kann als Ursache der Drehung nicht in Frage kommen, wie dies von de Vries und Wiesner behauptet worden ist. Unsere erste Aufgabe bestand darin, den Einfluß des Gewichts zu erkennen. Es war gar nicht einfach, zu einem einwandfreien Resultat zu kommen. Dies lag einmal daran, daß die Torsionskraft nur klein war — sie wurde durch ein sehr geringes Gegengewicht aufgehoben —, sodann aber auch an dem Umstande, daß ein verhältnismäßig geringes Gewicht eine Drehung der Internodien mechanisch bewirkt. Es ist sehr leicht möglich, daß Gewichtsmomente bei der Erreichung der richtigen Lichtlage mit im Spiele sind. Bei unseren Versuchen haben wir auch einige Belege hierfür gefunden. Wenn das obere Blatt sich vom Sproß erhebt, so hat es sein eigenes Gewicht zu heben. Anders ist dies, wenn wir den Zweig von unten beleuchten; in diesem Falle hebt sich

das untere Blatt vom Zweig ab, nunmehr braucht es nicht nur kein Gewicht zu heben, sondern das Gewicht wirkt in demselben Sinne, wie die Kraft, die das Blatt vom Blattstiel abhebt. Es war in diesem Falle der Winkel auch größer als bei normaler Beleuchtung von oben. Wir konnten zeigen, daß nur infolge dieser geringen Veränderung der Blattlage zu den Lichtstrahlen im zweiten Falle das Ergebnis der einseitigen Beleuchtung das entgegengesetzte war als das im ersten Falle. Dasselbe gilt auch von dem Versuch, bei welchem ein vertikal gerichteter Zweig einseitig beleuchtet war. Ein weiterer Einfluß des Gewichtes als dieser erwähnte, der für den eigentlichen Drehvorgang übrigens gar nicht einmal in Frage kommt, konnte nicht ermittelt werden. Die vorliegenden Untersuchungen dürften ein sehr gutes Beispiel dafür ablegen, zu zeigen, wie große Vorsicht in der Beurteilung von gewissen Versuchen nötig ist, wie verfehlt es ist, einen bestimmten Vorgang nur von einem Gesichtspunkt zu betrachten. Ich erinnere nur an den Abschneideversuch, den de Vries für die rein mechanische Auffassung des Drehvorganges ins Feld führte. Wir haben feststellen können, daß mit dem Abschneiden des oberen Blattes doch etwas mehr entfernt worden ist als nur ein mechanisches Moment, daß nämlich damit das den Reiz aufnehmende Organ beseitigt worden ist. Ein an die Stelle des oberen Blattes angebrachtes gleichschweres Gewicht führt keine Drehung herbei, woraus mit Sicherheit geschlossen werden kann, daß eben das Entfernen des den Reiz aufnehmenden Organes die Ursache für das Ausbleiben der Torsion ist.

Der ganze Drehvorgang setzt sich aus einer Anzahl Einzelbewegungen zusammen, die alle ihre bestimmte Ursache haben. Die Knospenlage gibt zuerst das obere Blatt auf, es hebt sich vom Internodium ab und bildet mit diesem einen immer größer werdenden Winkel. Während dieser Bewegung verbleibt das untere Blatt in seiner anfänglichen Lage. Das Erheben des oberen Blattes ist sicherlich eine epinastische Bewegung. Das untere Blatt ist zu dieser epinastischen Bewegung in derselben Weise befähigt wie das obere Blatt. Dies geht aus mehreren Versuchen hervor. Wenn wir einen Zweig von unten beleuchten, so sind die Rollen vertauscht, das untere hebt sich nun vom Sproß ab, während das obere in der ursprünglichen Lage verbleibt. Bringen wir einen Zweig ins Dunkle, so heben sich unteres und oberes Blatt in der gleichen

Weise vom Internodium ab. Aus diesen Versuchen geht nun nicht nur hervor, daß das untere auch zu der epinastischen Bewegung, die im normalen Zustand nur das obere Blatt ausführt, befähigt ist, sondern wir sehen auch gleich, warum in einem Falle dies Erheben unterbleibt, während es im anderen eintritt. Es kann nur das Licht sein, welches das untere Blatt in seiner Lage erhält. Die Blattflächen haben das Bestreben, ihre Oberseite senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen zu stellen. Dies Bestreben, das Frank zuerst Transversalheliotropismus nannte, hindert beim normalen Drehvorgang das untere Blatt, sich epinastisch vom Sproß abzuheben. Das obere Blatt bleibt der Einwirkung dieser Kraft, da es seine Unterseite dem Lichte zugewandt hat, einstweilen entzogen. Werden die Blätter von vorn, von der Spitze des Zweiges aus beleuchtet, so kann diese Kraft auch auf das obere Blatt wirken. Wir beobachten darum denn auch, daß in diesem Falle sowohl unteres als auch oberes sich ohne Internodiumdrehung ungefähr senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stellen. Wenn das Licht von unten einfällt, so senkt sich das untere Blatt infolge der epinastischen Bewegung und, wie wir hörten, durch das Eigengewicht des Blattes senkrecht nach unten. In dieser Stellung kommt das gleiche Bestreben der Blätter, ihre Flächen auf kürzestem Wege senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen zu stellen, wieder zum Vorschein; das Blatt schlägt nach oben um, und kommt so ohne Internodientorsion in den rechten Lichtgenuß. Das Abheben der Blätter vom Sproß geschieht auch, wenn die Insertionsebene der Blätter horizontal liegt. Es scheint danach das Eintreten der epinastischen Bewegung von der Lage der Organe zu der Schwerkraftrichtung unabhängig zu sein.

Als Ursache der hier in Frage stehenden Internodientorsionen konnte, wie gesagt, nur das Licht nachgewiesen werden. Es gelang uns weiter zu zeigen, daß nur dann eine Drehung eintritt, wenn die Unterseite des Blattes stärker beleuchtet ist als die Oberseite. Das Durchdringen des Lichtes in dieser Richtung wirkt auf die Blätter der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung, die eine Internodiendrehung zeigen, als Reiz, der in die Internodien geleitet wird und hier eben eine Torsion hervorruft. Dieser Reiz wird sicherlich schon dann, wenn die Blätter noch zusammengefaltet über der Knospe liegen, aufgenommen. Mit dem Erheben des oberen Blattes hört er keineswegs auf, denn wir fanden, daß auch Strahlen,

die unter einen spitzen Winkel einfallen, eine Drehung der Internodien herbeiführen.

Sehr bald nach dem Erheben des oberen Blattes tritt ein Überneigen nach einer der beiden Seiten ein. Ein solches Überneigen wurde merkwürdigerweise auch an den ins Dunkele gebrachten und den von unten beleuchteten Zweigen beobachtet. Trotz dieser Beobachtung glaube ich, ist dieses Überneigen der erste Anfang der Internodiendrehung. Der in den Blättern aufgenommene Reiz löst in den Internodien tordierend wirkende Wachstumsvorgänge aus. Wenn ein Zweig ins Dunkele gebracht wird, so ist dieser Reiz bereits aufgenommen und wird entsprechend seiner geringen Größe auch nur eine ganz geringe Torsion herbeiführen. Dasselbe gilt von den von unten beleuchteten Zweigen. Wurde das obere Blatt abgeschnitten, so tritt, trotzdem auch hier der Reiz aufgenommen war, keine Weiterdrehung ein. Dies will nicht viel sagen, da nicht nur eine große Verwundung ausgeführt, sondern auch jede Verbindung zwischen dem reizaufnehmenden Organ und der Stelle, wo dieser ausgelöst wird, zerstört ist.

Zumeist gleichzeitig mit der Internodientorsion geht die Drehung der Blätter um den eigenen Blattstiel vor sich. Da sie auf dem Klinostaten und in jeder Lage zur Schwerkraftrichtung auftreten, handelt es sich auch bei diesen Drehungen wohl um heliogene Torsionen. Während die Internodiendrehung sofort aufhört, wenn die Oberseite von den Lichtstrahlen getroffen wird, können wir dies von diesen Drehungen nicht sagen; im Gegenteil, wenn die Lichtstrahlen die Oberseite unter spitzem Winkel treffen, so scheint dies geradezu als ein Reiz empfunden zu werden, der diesmal nur in die Blattstiele geleitet wird und sich hier als eine Drehung zeigt. Wir sahen, daß bei der Beleuchtung von unten das untere Blatt sehr bald senkrecht nach unten stand. In dieser Stellung wirkte das Licht, das in diesem Falle nicht das Blatt seitlich, sondern von der Spitze traf, nicht tordierend auf den Blattstiel, sondern krümmend. Damit soll aber keineswegs gesagt werden, daß bei Beleuchtung der Seitenkanten der Blätter immer eine Torsion entsteht, und bei Beleuchtung der Spitze immer eine Krümmung. Wir haben noch Gelegenheit, auf diese Dinge zurückzukommen. Sobald das Internodium zu drehen anfängt, wird das obere Blatt und auch das untere zu den Lichtstrahlen in eine seitliche Beleuchtung gebracht, die in diesem Falle eine Blattstieldrehung bewirken, auch

hier geht die Drehung immer auf dem kürzesten Wege vor sich. Wir sehen, daß diese Drehung der Blattstele nicht von der Drehung der Internodien zu trennen ist, erstere ist eine Folge der letzteren. Sie scheinen indes durch ganz verschiedene Reize bedingt zu sein. Während die Internodiendrehung nur bei einer Beleuchtung der Unterseite eintritt und sehr bald aufhört, wenn die Oberseite stärker beleuchtet ist, wird die Blattstieldrehuug nur durch eine schräge Beleuchtung der Oberseite verursacht und kommt erst zur Ruhe, wenn die Lichtstrahlen die Oberseite senkrecht treffen.

Es gibt eine ganze Anzahl von Pflanzen mit dekussierter Blattstellung, die nicht oder nur ganz vereinzelt drehen. Ich erinnere nur an unseren gewöhnlichen Fliederstrauch *Syringa vulgaris* und die in keinem Garten fehlenden Forsythien. Wenn wir fragen, warum bei diesen Pflanzen keine Drehung eintritt, so sind natürlich viele Möglichkeiten gegeben. Man könnte zunächst einmal an das merkwürdige Verhalten des unteren Blattes von *Philadelphus*, wo anscheinend die Schwerkraft die Reizaufnahmefähigkeit auslöscht, denken und nach ähnlichen Dingen auch bei diesen Pflanzen suchen. Indes ist es auch möglich, daß die Gewebe der Internodien zu kräftig entwickelt sind, so daß die tordierende Kraft nicht ausreichend ist, diesen Widerstand zu überwinden. Letztere Annahme ist wahrscheinlicher als die erstere; denn wir beobachten gelegentlich an diesen Sträuchern auch eine Torsion. Bei den Forsythien z. B. *Forsythia suspensa* ist dieselbe gar nicht einmal sehr selten. *Syringa vulgaris* zeigt eine Internodiumtorsion zumeist nur an Zweigen höherer Ordnung. Es ist nicht unmöglich, über die Ursachen des Ausbleibens der Torsion bei diesen Sträuchern durch weitere Versuche Klarheit zu schaffen und vielleicht durch geschickte Behandlung der Zweige dieser Sträucher die Drehung beliebig hervorzurufen.

IV.

Wie stellen sich die Internodientorsionen zu den übrigen bis jetzt untersuchten Orientierungsdrehungen?

In der Einleitung wurde die Abhandlung Schwendeners und Krabbes, die sich am eingehendsten mit den Orientierungstorsionen beschäftigt, bereits gewürdigt und ihre Hauptresultate wiedergegeben. Diese beiden Verfasser sehen als das Hauptergebnis ihrer Untersuchung an, daß sowohl das Licht als auch die Schwer-

kraft an Organen, die Orientierungsbewegungen ausführen, nicht nur krümmend, sondern auch direkt tordierend wirken können. Es gibt neben heliotropischen Krümmungen auch heliotropische Torsionen. Am einfachsten sollen die an manchen Pflanzen zu beobachtenden Orientierungstorsionen der Blütenstiele zu deuten sein. Diese sollen allein durch das Licht erklärt werden können. Anders soll dies indes bei den Blättern sei. Bei den meisten Pflanzen sollen hier die Torsionen nur dann von dem Licht erzielt werden, wenn die Blätter gleichzeitig auch unter dem Einfluß der Schwerkraft stehen. Unsere Versuche führten nicht zu diesem Ergebnis. Die hier in Frage stehenden Torsionen, auch bei *Philadelphus*, sind aller Wahrscheinlichkeit nach reine heliogene. Schwendener und Krabbe leugnen keineswegs, daß solche heliogene Drehungen auch bei Blättern vorkommen. So sollen die Alstroemerien-Blätter einen Fall repräsentieren, in welchem das Licht in gleicher Weise, wie bei den Blütenstielen ohne Mitwirkung der Schwerkraft Torsionen veranlassen könne. Eine Untersuchung von Czapek (2) hat später die Richtigkeit dieser Angaben dargetan. Übrigens waren von Vöchting vor Schwendener und Krabbe solche rein heliogene Drehungen bei den Blättern der Malvaceen bereits nachgewiesen. Für gewöhnlich soll nun aber nach Schwendener und Krabbe die Einwirkung der Schwerkraft für das Zustandekommen der richtigen Lichtlage notwendig sein. Da wir bei den Internodientorsionen nicht einen derartigen Einfluß der Schwerkraft fanden, gehe ich etwas näher auf ihre Versuche ein.

Die Verfasser stützen ihre Angaben hauptsächlich auf die Versuche, die sie mit den Primärblättern von *Phaseolus* und *Soja* anstellten. Die Stiele dieser Primärblätter bilden an aufrecht stehenden normal wachsenden Exemplaren mit dem Sproß nach oben einen Winkel von 45°, ebenso beträgt der Winkel, den die Verlängerung des Blattstiels mit der Blattfläche bildet, 45°. Die Blattfläche steht also im normalen Zustande genau in der Horizontalebene. Läßt man nun aber das Licht nicht senkrecht von oben, sondern von der Seite senkrecht zu der Insertionsebene der beiden opponierten Blattpaare einfallen, so führen die Blätter im Polster und im Blattstiel eine Drehung von 90° aus, die die Blattflächen wieder senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stellt.

Ganz anders wird das Ergebnis, wenn man die Pflanze einseitig beleuchtet bei gleichzeitigem Ausschluß der einseitigen Schwerkraftwirkung. Es wurde zu diesem Zwecke eine Pflanze so auf den

Klinostaten gebracht, daß die Sproßachse und die beiden Blattstiele in einer zur Klinostatenachse senkrechten Ebene sich bewegten. Es kommen nun die epinastischen Bewegungen der Blätter zur Ausführung, die sich darin äußern, daß sowohl der Blattstiel, als auch die Blattflächen sich senken, so daß nun die Winkel, die der Blattstiel mit dem Sproß und der Blattfläche bildet, 90° betragen. Die Blattfläche liegt durch diese Bewegung in einer vertikalen, zu den Lichtstrahlen parallel gestellten Ebene. Nunmehr tritt in dem oberen Gelenkpolster und dem Blattstiel, sofern dieser noch wächst, eine heliotropische Krümmung ein, durch welche die Blattlamina schräg nach vorn dem Lichte zugewandt wird.

Aus dem Ausbleiben jeglicher Torsion auf dem Klinostaten schließen Schwendener und Krabbe, daß zwischen dem Licht und der Schwerkraft irgendwelche Beziehungen bestehen. Es soll entweder unter dem Einfluß des Lichtes die Empfindlichkeit des Protoplasmas gegenüber der Schwerkraft eine Änderung erfahren oder umgekehrt. So könnte das Licht nur den Grad und die Richtung der Torsion bestimmen, während die zur Torsion führenden Wachstumsvorgänge auch in den Fällen, wo es sich um die Einnahme der Lichtlage handelt, ganz allein von der Schwerkraft ausgelöst werden. Anderseits soll die Schwerkraft zu einer solchen Wirkung erst befähigt werden, nachdem das Protoplasma unter der Direktion des Lichtes in bezug auf seine Reaktionsfähigkeit gegenüber der Schwerkraft in einen bestimmten Zustand versetzt ist. „Das Licht würde demnach durch Vermittelung des Protoplasmas die Schwerkraft zur Ausführung von Bewegungen veranlassen, die oft entgegengesetzt sind denjenigen, welche die Schwerkraft für sich allein bedingt“ (S. 343).

Die Verfasser lassen aber auch die andere Annahme zu Recht bestehen, daß von seiten des Lichtes nicht nur der Grad und die Richtung der Drehung bestimmt wird, sondern auch die tordierend wirkenden Wachstumsvorgänge ausgelöst werden. Dabei soll aber das Licht diesen Einfluß auf das Wachstum der Blätter nur ausüben, wenn diese gleichzeitig unter dem Einfluß der Schwerkraft stehen.

Viel einfacher als diese Erklärung ist sicherlich die weiter von ihnen angegebene, wonach „die Schwerkraft gewissermaßen nur die Rolle des Gärtners spielt, der die Pflanzenteile durch Festbinden oder andere Manipulationen den äußeren Richtkräften gegenüber in bestimmte Lagen bringt, ohne dadurch Drehungen unmöglich zu

machen." Diese letzte Erklärungsmöglichkeit wäre sehr einfach auf ihre Richtigkeit zu prüfen gewesen. Der folgende Versuch soll diese Lücke ausfüllen, was zum Verständnis der Orientierungstorsionen unbedingt erforderlich ist.

Es wurden die Blätter eines Exemplars von *Phaseolus vulgaris* durch ein Drahtgestell in ihrer ursprünglichen Lage festgehalten, so daß jegliche epinastische Bewegung unmöglich wurde, wobei natürlich der Blattfläche und dem Blattstiel Spielraum zu einer Drehung gegeben wurde. Die so befestigte Pflanze wird auf dem Klinostaten einseitig beleuchtet.

Das Ergebnis dieses Versuches war, daß nunmehr die Drehung der Blattstiele ganz normal eintrat. Die Fig. 9 auf Taf. II stellt uns die Versuchsanordnung und das Resultat dieses Versuches dar, die Blattflächen haben sich durch Torsion des Blattstiels senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen gestellt.

Zu dem gleichen Ergebnis führten auch meine Versuche mit Pflanzen ohne Gelenkpolster. Wie Schwendener und Krabbe benutzte auch ich die Blätter von *Fuchsia*. Während bei diesen Krabbe in seiner ersten Arbeit über die fixe Lichtlage eine Drehung der Blattstiele auch auf dem Klinostaten angab, wird diese Angabe in der zweiten im Verein mit Schwendener herausgegebenen nicht aufrecht erhalten, es soll bei diesen wie bei den Primärblättern von *Phaseolus* auf dem Klinostaten die Drehung ausbleiben. Um auch hier ein einwandfreies Resultat zu bekommen, habe ich an diesen Pflanzen die Blätter in gleicher Weise wie oben geschient, so daß sie ihre epinastischen Bewegungen nicht ausführen konnten. Das Ergebnis war wieder das gleiche, die Torsionen der Blattstiele traten ganz normal ein wie bei den Pflanzen, die von der Seite bei einseitiger Schwerkraftwirkung beleuchtet waren. Schwendener und Krabbe stützen ihre Ansicht, daß die Schwerkraft einen wesentlichen Einfluß auf die Drehung der Blätter habe, darauf, daß sie am Klinostaten keine Drehungen eintreten sahen. In Wirklichkeit treten sie hier aber wohl ein. Wir müssen nur dafür sorgen, daß die Blätter zu den Lichtstrahlen so gestellt bleiben, daß nur durch eine Drehung des Blattstiels die beste Lichtlage erreicht werden kann. Die Möglichkeit, daß selbst in diesem Falle die Schwerkraft bei der Ausübung der Torsion mitspielt, ist ja nicht ganz ausgeschlossen, da ja auf dem Klinostaten Geoperzeption stattfinden kann. Aber diese Tatsache war Schwendener und Krabbe damals noch nicht bekannt.

Wir können von diesen Pflanzen auch nur wieder aussagen, daß zur Erreichung der Lichtlage ein Einfluß der Schwerkraft nicht gefunden wurde. Es tritt eben auf dem Klinostat in jeder Stellung der Blätter die rechte Lichtstellung ein.

Während wir nun aber von den Internodientorsionen sagen konnten, daß sie im Dunkeln nicht eintreten, können wir dieses nicht von den Primärblättern von *Phaseolus* sagen. Die Blattstiele der Primärblätter von *Phaseolus* vermögen im Dunkeln geotropische Torsionen auszuführen. Wie man auch die Pflanzen ins Dunkle stellt, ob in inverser oder in horizontaler Lage, die Blattflächen stellen sich immer durch eine Krümmung oder eine Torsion, oder auch durch beide in die Horizontalebene und zwar mit der morphologischen Oberseite nach oben ein, die Blattflächen sind hier nicht nur transversalheliotropisch, sondern auch transversalgeotropisch. Ob diese im Dunkeln eintretenden Drehungen in irgend einem Zusammenhang stehen mit den Drehungen, welche die Blattstiele ausführen, um die Blattflächen in den rechten Lichtgenuß zu bringen, ist natürlich nicht so ohne weiteres zu beantworten. Soweit meine Versuche reichen, scheint dies nicht der Fall zu sein. Mir lag zunächst daran, zu zeigen, daß aus den Versuchen Schwendeners und Krabbes nicht geschlossen werden kann, daß die Schwerkraft bei der Ausführung der Blattstieldrehungen beteiligt sei. Ich will nur noch auf folgendes hinweisen.

Die Torsionen der Blattstiele der Primärblätter von *Phaseolus* zeigen große Analogie zu den Krümmungen, sie sind wie diese Bewegungserscheinungen, die bald durch das Licht, bald durch die Schwerkraft ausgelöst werden können. Ein Laubsproß ist ja für gewöhnlich auch gleichzeitig parallelheliotropisch und parallelgeotropisch. Für diese liegt insofern die Sache einfacher, weil wir es mit radiären Organen zu tun haben, von denen wir wissen, daß auf dem Klinostaten wenigstens die einseitige Schwerkraftwirkung beseitigt ist, was für die dorsiventralen Organe auch nicht einmal so ohne weiteres angenommen werden kann.

Unter normalen Verhältnissen fällt die Richtung der Lichtstrahlen mit der der Schwerkraft zusammen. Anders ist dies, wenn etwa die Pflanze seitlich von den Lichtstrahlen getroffen wird. In diesem Falle stellen sich die Blätter immer senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen, ganz unbekümmert um den Transversalgeotropismus, der sie aus dieser Stellung zu bringen sucht. Wie man auch die Pflanzen selbst und damit die Blätter zur

Richtung der Lichtstrahlen orientiert, immer stellen sie sich senkrecht zu diesen, ganz ohne Rücksicht auf die Richtung der Schwerkraft. Die geotropischen Krümmungen und Torsionen treten ganz gegenüber den heliotropischen zurück. Bei den Internodientorsionen kommen alle diese letzten Erwähnungen gar nicht in Betracht, da sie ja, wie wir feststellten, im Dunkeln nicht eintreten.

Sicherlich ist die Fähigkeit der Blätter, geotropische Krümmungen und Torsionen zu veranlassen, sonst sehr verbreitet. Auch Czapek (2) beobachtete bei den Alstroemerien-Blättern, daß diese ebenfalls im Dunkeln Torsionen ausführen können. Gerade im Anschluß an die Versuche Czapeks, der die Drehung im Dunkeln zurückgehen sah, möchte ich auf eine bis heute nicht beachtete Fähigkeit der Pflanzen aufmerksam machen, die anzunehmen das ganz analoge Verhalten der Torsionen gegenüber den Krümmungen verleitet. Wie wir vor allem aus den Versuchen Vöchtings (15) wissen, haben die Pflanzen das Bestreben, eine gewisse Richtung einzuschlagen, sich aus inneren Gründen entweder gerade zu strecken oder zu krümmen. Vöchting führte für dieses Bestreben die Namen Rektipetalität und Kurvipetalität ein. Pfeffer hat später für dieses in der Pflanze liegende Richtungsbestreben den Namen Autotropismus vorgeschlagen. Nun können die Pflanzen aber auch ein auf innere Ursachen zurückzuführendes Bestreben haben, eine durch äußere Ursache herbeigeführte Torsion bei Beseitigung dieser wieder aufzuheben. Die Pflanzen hätten dann, um einen der Rektipetalität und Kurvipetalität entsprechenden Namen einzuführen, Atorquipetalität oder, um einen dem Autotropismus entsprechenden Namen zu haben, Autotortismus oder besser Autostrophismus. Doch ich lasse dies einstweilen dahingestellt, da die von mir in dieser Richtung angestellten Versuche noch nicht zahlreich genug sind, um bereits jetzt etwas Positives in dieser Hinsicht aussagen zu können. Ich hoffe bald ausführlicher hierüber berichten zu können.

Es ist eine jedem auffallende Tatsache, daß die Blätter die verschiedenste Möglichkeit haben, ihre Blattflächen senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen zu stellen. Es geschieht dies immer auf die einfachste und kürzeste Weise. Auch die Ergebnisse unserer Versuche zeigen, daß die Blätter in den verschiedensten Stellungen einen gewissen Reiz empfangen, der eine Bewegung auslöst, welche die Blattflächen auf kürzestem Wege in die beste Lichtlage führen. Einmal wird dies durch eine Krümmung, das andere Mal durch

eine Torsion erreicht. Ein besonders schönes Beispiel dafür, daß die Blattflächen immer in den rechten Genuß gebracht werden, wie man auch das Blatt gegenüber dem Licht orientieren mag, liefern uns die Versuche Vöchtings mit den Malvenblättern. Waren in den oben erwähnten Versuchen Schwendeners und Krabbes die Blätter durch die Beseitigung der einseitigen Schwerkraftwirkung senkrecht nach unten gestellt, so hätte eine Torsion die rechte Lichtlage niemals herbeigeführt. Wir beobachten deshalb in diesem Falle, wie wir sahen, eine Krümmung und nicht eine Torsion.

Hat das Blatt sich auf dem Klinostaten senkrecht nach unten gesenkt, so fallen die Lichtstrahlen, wenn die Pflanze seitlich beleuchtet wird, parallel zu der Blattfläche ein. Dasselbe geschieht aber auch, wenn die Blätter in ihrer normalen Lage seitlich beleuchtet werden. Trotzdem in beiden Fällen das Licht senkrecht zur Insertionsebene der Blätter einfällt, sind die Bewegungen ganz verschieden; im ersten Falle wird durch eine Krümmung des Blattstiels, im zweiten Falle durch eine Torsion desselben die Blattfläche senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen gestellt. Man könnte hier geneigt sein zu glauben, daß die verschiedene Orientierung zur Schwerkraftrichtung dieses verschiedene Resultat herbeigeführt habe. Indes liegt auch in diesem Falle kein nachweislicher Einfluß der Schwerkraft vor, wie der folgende Versuch zeigt.

Eine Pflanze wird so befestigt, daß die Blätter und der Blattstiel eine Stellung einnehmen, wie sie die Pflanze einnimmt, wenn sie eine Zeit der einseitigen Einwirkung der Schwerkraft entzogen gewesen ist. Zu diesem Zwecke wurde der Blattstiel durch einen Draht so gehalten, daß er senkrecht zum Sprosse stand. Das von dem Sproß abstehende Drahtstück war nur halb so lang als der Blattstiel, um den Blattstiel in der Ausübung seiner Bewegung nicht zu behindern. Die Blattfläche wurde vermittels eines Fadens, der einerseits in der Mitte des Blattstiels, anderseits in der Mitte der Blattfläche befestigt war, so gehalten, daß sie senkrecht nach unten stand. Wird eine so befestigte Pflanze einseitig beleuchtet, so tritt dieselbe Krümmung des Blattstiels ein, wie in dem Klinostatenversuch. Es kann also nicht die verschiedene Orientierung zur Schwerkraft sein, welche das verschiedene Resultat herbeigeführt hat.

Wie wir bei den Orientierungstorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung feststellen konnten, daß hier auf die Blatt-

flächen ein Lichtreiz ausgeübt wird, der in die Blattstiele und Internodien geleitet wird, ebenso fanden wir auch bei den Primärblättern von *Phaseolus*, daß hier der Reiz von dem Blatt in die Blattstiele geleitet wird. Krabbe (6) war in seinen diesbezüglichen Untersuchungen nicht zu diesem Resultat gekommen. Er will gefunden haben, daß der Lichtreiz direkt in den Blattstielen aufgenommen wird. Ich habe, wie Krabbe es in seinen Versuchen getan hat, den oberen Teil des Blattstiels und das obere Blattpolster verdunkelt. Ich verfuhr dabei in derselben Weise, wie ich dies bereits bei den Pflanzen mit dekussierter Blattstellung (Versuch 14 u. 15, S. 387) getan habe. Der Blattstiel und das Gelenkpolster wurden zunächst mit schwarzer Watte lose umwickelt und das Ganze außen mit schwarzem Papier oder Stanniol umgeben. So ließ sich eine gute Verdunkelung des oberen Teils des Blattsiels, des Blattpolsters und vor allem auch der Stelle, wo der Blattstiel in die Blattfläche übergeht, erzielen, dabei wurden aber die Blätter gar nicht oder nur wenig in ihrer Bewegungsfähigkeit behindert. Wurden die so behandelten Pflanzen einseitig beleuchtet, so traten die Blattstieltorsionen regelmäßig auf. Wenn Krabbe zu anderem Ergebnis kam, so lag dies wahrscheinlich daran, daß seine Umhüllung die Bewegungsfähigkeit ausschloß. Jedenfalls konnte ich auch in diesem Punkte keine Verschiedenheit gegenüber den in dieser Abhandlung besprochenen Orientierungstorsionen feststellen.

Tübingen, Botanisches Institut, im Februar 1915.

Literatur-Verzeichnis.

1. Ambronn, H., Ueber heliotropische und geotropische Torsionen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. II, 1884.
2. Czapek, F., Studien über die Wirkung äußerer Reizkräfte auf die Pflanzenteile. Flora 1898.
3. Fitting, H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. I u. II. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905.
4. Frank, A. B., Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Licht und der Gravitation. Leipzig 1870.
5. Kniep, H., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVIII, 1910.
6. Krabbe, G., Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. I. Teil. Jahrb. f. wiss. Bot., 1889.
7. Krabbe s. Schwendener.

8. Noll, F., Ueber die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. I. Teil. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. III, Heft 2, 1885.
9. — —, Desgl., II. Teil. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. III, Heft 3, 1887.
10. — —, Die Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe. Flora, Bd. 76, 1892.
11. Pfeffer, W., Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl., Bd. II, 1904.
12. Schmidt, O., Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Dissertation. Berlin 1883.
13. Schwendener, S. und Krabbe, G., Über die Orientierungstorsionen der Blüten und Blätter. Ges. Bot. Mitteilungen, Bd. II, desgl. in Abhandl. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1892.
14. Schwendener, S., Zusatz. Ges. Bot. Mitteilungen, Bd. II, desgl. in Abhandl. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1898.
15. Vöchting, H., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. 1882.
16. — —, Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeitung, 1888.
17. de Vries, H., Ueber einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. I, Heft 2, 1872.
18. Wiesner, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich, II. Denkschr. d. k. k. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, Bd. 43, Wien 1880.

Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen.

Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten.

Von

W. Ruhland.

Mit 20 Textfiguren.

Einleitung.

Zu den allerbekanntesten pflanzlichen Drüsenorganen gehören fraglos die seit ihren ersten Entdeckern häufig als „Mettenius-Drüsen"[1]) oder „Licopoli-Drüsen"[2]) bezeichneten Gebilde in den Epidermen der Plumbaginaceen-Blätter. Während sie in anatomischer Hinsicht auffallend häufig untersucht wurden, allerdings, wie wir bald sehen werden, unter ständiger Verkennung ihres wahren Baues, flossen die physiologischen Nachrichten über sie viel spärlicher. Die wenigen ihnen gewidmeten Notizen widersprechen sich fast in jeder Beziehung aufs schroffste.

Während Volkens[3]) in ihnen nur passive Filtrationshydathoden sah, mußte man nach einer kleinen Mitteilung von Schtscherbak[4]) im Gegenteil den Eindruck gewinnen, daß sie höchst leistungsfähige, aktiv tätige Drüsen seien, die vielleicht sogar hochkonzentrierte Salzlösungen oder unter Umständen gar festes Salz auszuscheiden vermöchten. Im Gegensatz dazu schien Fitting[5]), der einige der

1) „Filices horti botanici Lipsiensis" (1856, S. 10).

2) „Sulla formazione di alcune organi nella Statice monopetala destinati all' escrezione di sostanza minerale". (Annali dell' Academia degli aspiranti naturalisti di Napoli, 1866, S. 1.)

3) „Die Kalkdrüsen der Plumbaginaceen". (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., II, 1884, S. 334.)

4) „Über die Salzausscheidung durch die Blätter von *Statice Gmelini*". Vorläufige Mitteilung. (Ebenda, XXVIII, 1910, S. 30.)

5) „Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen". (Zeitschr. f. Bot., III, 1911, S. 209.)

Arten in der Wüste studiert hatte, nicht geneigt, ihnen in bezug auf die Salzausscheidung eine wesentliche Nutzleistung für die Pflanze zuzugestehen, sondern in jener eine mehr zufällige Begleiterscheinung einer gewöhnlichen Hydathodentätigkeit zu erblicken. Fügt man nun noch hinzu, daß im übrigen die gesamte einschlägige reiche Literatur nahezu ausschließlich von „Kalkdrüsen" spricht, trotzdem es sich fast überall um typische Halophyten handelt, so wird das Bild der Verwirrung ein vollständiges.

Den eigentlichen Anstoß zu unseren Untersuchungen gab die schon erwähnte kleine Mitteilung von Schtscherbak. Der Verfasser beschreibt hier in aller Kürze, wie selbst abgeschnittene Blätter und sogar Bruchstücke derselben, welche auf Lösungen verschiedener Salze schwimmen, sich sogleich unter den Augen des Beobachters mit Hilfe ihrer eigentümlichen Epidermisdrüsen von diesen Salzen zu befreien beginnen. Eine ausführlichere Arbeit ist dieser kleinen, von Rothert angeregten Mitteilung nicht gefolgt.

Da mich die Pflanze im Zusammenhange mit einigen von mir früher studierten Fragen lebhaft interessierte, so suchte ich sie mir zu eigenen Untersuchungen zu verschaffen. Sie kommt vom Banat ostwärts auf dem Balkan, im pontischen Gebiet bis Armenien und zum Ural und wohl auch noch weiter östlich vor, an Salzstellen, besonders auch in der Nähe des Meeres. Von Boissier[1]) werden mehrere Formen unterschieden, von denen ich nicht wissen konnte, ob sie sich physiologisch gleich verhalten, so daß ich, um sicher zu gehen, mich nach Odessa wandte, wo Schtscherbak seine Untersuchungen begonnen hatte. Herr Kollege Porodko hatte die Liebenswürdigkeit, mir auf meine Bitte im Herbst 1913 nicht nur Samen der Pflanze, sondern auch lebende Rhizomstücke zu senden, wofür ich ihm hier nochmals meinen herzlichen Dank aussprechen möchte.

Die Rhizome sowohl wie namentlich die Sämlinge entwickelten sich unter den verschiedensten Kulturbedingungen im hiesigen botanischen Garten ausgezeichnet und zeigten die Salzexkretionen wie in ihrer Heimat, so daß ich an geeignetem Material zu keiner Zeit meiner Studien Mangel hatte.

Im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen zeigte es sich aber, daß die Drüsen der anderen Arten der Familie und selbst z. B. diejenigen der bei uns so verbreiteten *Armeria vulgaris* sich

1) Flora orientalis, Band IV, 1879, S. 859.

prinzipiell offenbar ganz gleich verhalten. Nichtsdestoweniger blieb ich in der Hauptsache bei der *Statice Gmelini*, so daß alle Mitteilungen, wo nicht ausdrücklich anders bemerkt ist, sich auf diese Art beziehen.

I. Der anatomische Bau der Drüsen.

Wie aus dem Literaturverzeichnis in Solereders Systematischer Anatomie der Dikotylen[1]) hervorgeht, ist die Anatomie der Plumbaginaceen und ihrer eigentümlichen Epidermisdrüsen, welche meist die besondere Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich lenkten, so häufig, ja fast bis zum Überdruß studiert worden, daß die Voranschickung eines anatomischen Kapitels zunächst sehr überflüssig scheinen möchte.

Auch ich glaubte zunächst, mir anatomische Untersuchungen ersparen zu können, und war um so überraschter, als ich später merkte, daß in der Tat der Typus von Drüsen, wie er nicht nur bei *Statice Gmelini*, sondern auch bei fast allen anderen Arten der Familie vorkommt, bisher in allen Fällen vollkommen falsch beschrieben worden ist.

Die Veranlassung, weshalb ich überhaupt den Bau der Drüsen näher zu studieren begann, war die befremdliche Beschreibung und Abbildung derselben bei Solereder, der alle Spezialuntersuchungen der anderen Autoren benutzen konnte. Nach Solereders Beschreibung und Abbildung würde z. B. ganz unverständlich sein, wie die Drüsenzellen dauernd mit lebendem Plasma erfüllt sein könnten, da die Wände, welche sie von dem Nachbargewebe trennen, als verkorkt bezeichnet werden. Auch die Zeichnung der sog. „Nebenzellen" war in bezug auf Zahl und Form so offensichtlich falsch, daß eine genaue Nachuntersuchung erforderlich war. Diese wurde an lebendem Material sowie an Blattstücken durchgeführt, welche in Chromessigsäure fixiert, mit dem Mikrotom geschnitten und nach dem Flemmingschen Verfahren gefärbt waren. Die Beschreibung sei so kurz wie möglich gehalten.

Blickt man auf die Außenfläche der Ober- oder Unterepidermis herab, so sieht man unter dem Mikroskop zunächst vor allem vier quadrantenartig oder kreuzweise aneinander grenzende, zentrale

---

1) S. 561 f.

Zellen (Fig. 1), denen, wie die weitere Untersuchung ergab, die eigentliche Sekretionstätigkeit zufällt. Wir können sie deshalb als „Sekretionszellen“ *(s)* bezeichnen. Jede ist nach außen von einer schmalen, häufig etwas halbmondförmigen Zelle umgeben, die somit einen geschlossenen Kranz um jene bilden. Es sind die „Nebenzellen“ *(n)* der Autoren. Darauf sieht man bei Oberflächen- oder besser ein wenig tieferer Einstellung weiter nach außen hin einen schmalen Zwischenraum *(zw')* und dann eine im Gegensatz zu den bisher betrachteten derbere Membran *(g)* folgen (in Fig. 1 und 4 schwarz gehalten), an die weiter nach außen wiederum ein sehr schmaler Zwischenraum *(zw")* und darauf die

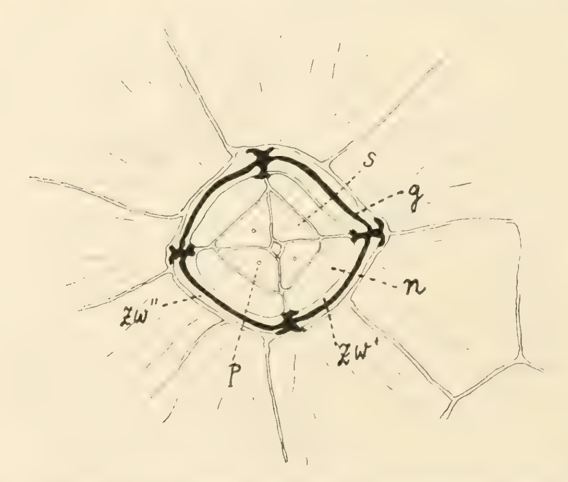


Fig. 1. Drüse aus der oberen Epidermis, Flächenansicht von außen. Erklärung im Text. Vergr. 654.

Wände der benachbarten gewöhnlichen Epidermiszellen anstoßen. Schon diese Verhältnisse, die für das Verständnis des Drüsenbaues wichtig sind, sind bisher immer unrichtig wiedergegeben worden.

Betrachten wir nun einen dünnen Mikrotom-Querschnitt, so sehen wir (Fig. 2) zunächst, daß die ganze Drüse nicht oder nur sehr schwach über das Niveau der übrigen Epidermiszellen *(Ep)* hervorragt. In der Mitte des ganzen Gebildes sind zwei der Sekretionszellen zu sehen *(s)*. Ist der Schnitt, wie in Fig. 2 median in bezug auf die Drüse, so sieht man seitlich an jede der Sekretionszellen *(s)* noch vier Zellen von sehr eigentümlicher Form und Anordnung grenzen. Zunächst folgen die schon in der Auf-

sicht (Fig. 1) hervortretenden vier Zellen *(N)*, von denen im medianen Querschnitt natürlich wieder nur zwei zu sehen sind. Sie reichen nicht bis zum Grunde der Drüse und erscheinen von den

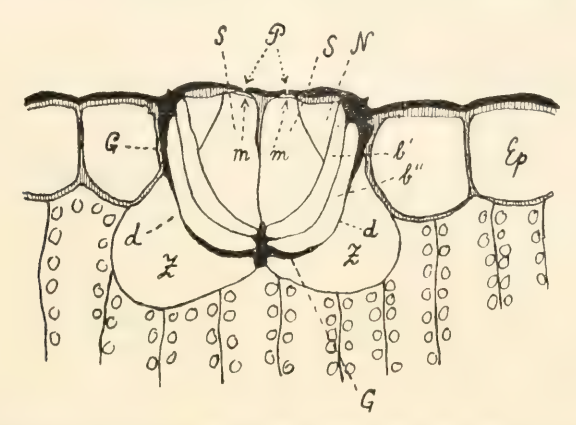


Fig. 2. Querschnitt durch die Oberseite des Blattes, der eine Drüse im medianen Längsschnitt zeigt. Erklärung im Text. Vergr. 593.

Sekretionszellen seitlich-auswärts gleichsam abgeschnitten. Ich nenne sie, wie erwähnt, in Übereinstimmung mit den früheren Autoren „Nebenzellen".

An sie schließen sich auf dem Blattquerschnitt nach außen, die beiden genannten Zellgruppen seitlich und nach dem Grunde der Drüse zu umfassend, rechts und links je zwei sehr schmale Zellen, die ich als äußere *(b")* und innere *(b')* „Becherzellen" bezeichne. In der Aufsicht ist von ihnen gewöhnlich nichts deutlich zu erkennen. Ein Flächenschnitt dagegen, der die Drüse ungefähr in der Mitte durchschneidet, läßt diese Verhältnisse klar erkennen. Fig. 3 stellt einen derartigen Schnitt ungefähr durch das untere Drittel der Drüse dar, so daß hier die Nebenzellen fehlen.

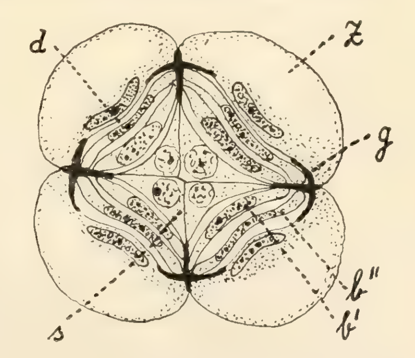


Fig. 3. Querschnitt durch den unteren Teil einer Drüse. Zellinhalt fixiert und gefärbt. Erklärung im Text. Vergr. 710.

Man sieht hier auch, daß im ganzen 4 + 4 Becherzellen *(b'* und *b")* vorhanden sind, die in ihrer Anordnung ganz den Nebenzellen folgen.

Während die bisher erwähnten Zellen voneinander durch sehr zarte Wände abgegrenzt sind, folgen nun nach außen dicke, kutinisierte Wände (in **Fig.** 9 namentlich angedeutet und mit *g* bezeichnet). Sie schließen die eigentliche Drüse nach außen ab. An sie grenzen vier, wie die Drüsenzellen chlorophyllfreie Zellen, die ich als „Sammelzellen" *(z)* bezeichne, und deren Form aus Fig. 3 *(z)* oder Fig. 4 (punktiert angedeutet) zu entnehmen ist. Gleichzeitig erkennt man aus diesen Figuren, daß die Anordnung wiederum der der Neben- und Becherzellen entspricht.

Aus den genannten Figuren folgt ferner, daß auf dem Blattquerschnitt die Form der Sammelzellen je nach der Richtung der Querschnittsebene wechselnd erscheinen muß. So stellen sie sich in **Fig.** 9 sehr schmal, in **Fig.** 2, 8 und 10 dagegen breit ausladend dar. Sie sehen in **Fig.** 8 etwa ampullenförmig aus und schieben sich mit ihrem schmalen oberen Ende bis an die Blattoberfläche, um sich unter der Epidermis sogleich zu verbreitern und schließlich am Drüsengrunde diesen wieder mit schmalen Enden zu umfassen. Man erkennt so, daß die außerhalb der dicken Membran zwischen Drüse und Epidermiszellen gelegenen schmalen Zwischenräume in den Fig. 1 *(zw")* und 4 den Außenenden der Sammelzellen entsprechen, während an dem entsprechenden schmalen Innenraum (Fig. 1 *zw'*) die in der Aufsicht nicht deutlich erkennbaren Becherzellen zu denken sind. Durch Vergleichung von Serienschnitten parallel zur Blattfläche ergibt sich, daß an die Sammelzellen *(z)* mindestens 75 andere Blattzellen *(bl)* angeschlossen sind (Fig. 5).

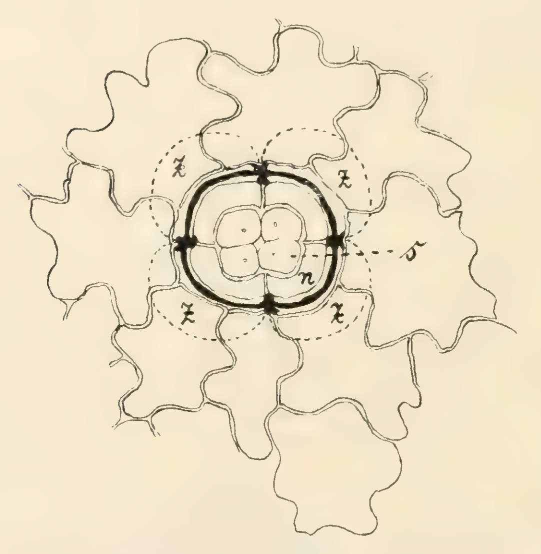


Fig. 4. Drüse der Blattunterseite von außen gesehen. Erklärung im Text. Vergr. 510.

Somit besteht also die ganze halbkugelige Drüse aus 16 Zellen, nämlich **4** Sekretions-, **4** Neben-, 4 äußeren und **4** inneren Becher-

zellen. Nicht mehr zur eigentlichen Drüse gehören, aber doch in enger Beziehung zu ihr stehen dann noch die 4 Sammelzellen.

Von besonderem Interesse und sehr eigentümlich ist nun die Art und Weise der Kutinisierung. Wäre die Kutinisierung der den 16zelligen Drüsenkomplex nach außen umfassenden Membran, der „Grenzkappe“, wie ich sie nennen will, eine gleichmäßig ununterbrochene, so könnte natürlich kein Stoffverkehr mit dem übrigen Blattgewebe durch Vermittelung der außen angrenzenden Sammelzellen stattfinden. In der Tat sind denn auch bei genauerer Untersuchung nichtkutinisierte „Durchlaßstellen“, *d* in Fig. 2 und 8, nachzuweisen. Ich benutzte zur genaueren Untersuchung

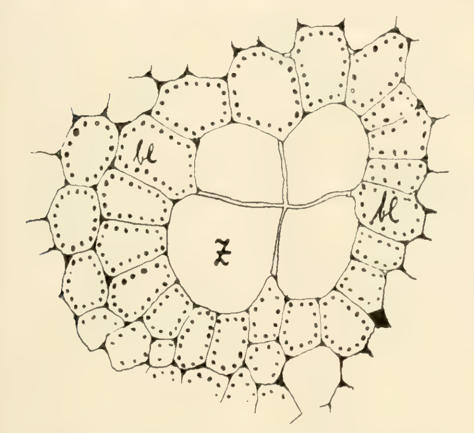


Fig. 5. Schnitt durch die unterste Basis der Drüse parallel zur Blattfläche. Vergr. 460.

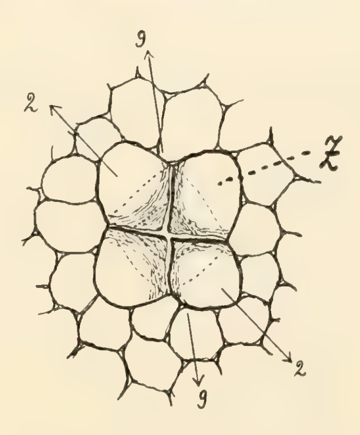


Fig. 6. Drüse der Blattoberseite, von innen gesehen. Die Lage der Sekret- und Nebenzellen ist punktiert. Die Schnittebenen der Fig. 2 u. 9 sind durch Pfeile angedeutet. Vergr. 395.

dieser Verhältnisse die schon von A. Meyer, Kroemer und anderen empfohlenen Lösungen von Sudan, Dimethylamidoazobenzol usw. in Alkohol-Glyzerin. Die Lösungen, besonders die von Sudan, wurden gewöhnlich heiß angewendet und die Schnitte nach etwa $^1/_4$stündiger Einwirkung in der Lösung selbst untersucht. Auf diese Weise ergibt sich bezüglich der Kutinisierung der halbkugelig gewölbten Grenzkappe der Drüse folgendes: Betrachtet man einen Flächenschnitt von der Innenseite, so sieht man eine besonders dunkel gefärbte Kreuzfigur (Fig. 6), deren Arme in den gemeinsamen Ebenen der Längswände der Drüse liegen. Die den Kreuzarmen benachbarten Teile der Membran sind wesentlich schwächer gefärbt, die übrigen Teile derselben ungefärbt.

Die hieraus zu ziehenden Schlüsse über die Kutinisierung werden durch Behandlung mit Schwefelsäure bestätigt. Hierbei ergeben sich zunächst Figuren, wie in Fig. 7*a* dargestellt. Man sieht wieder besonders markant die dünnen Kreuzarme, die von zarteren, hier wie in Fig. 6 gestrichelt angedeuteten Kutinpartien so umgeben sind, daß ein breiteres Kreuz zustande kommt. Die vier gleichlangen Kreuzarme werden an der Peripherie von einem auch an den gefärbten Präparaten scharf sichtbaren dünnen Kreis miteinander verbunden, von welchem später noch die Rede sein wird. Läßt man die Schwefelsäure mehrere Tage eventuell unter zeitweiliger Anwendung von Hitze einwirken, so kommen Figuren, wie in Fig. 7*b* dargestellt, zustande. Es ist nur das schmale zentrale Kreuz und die Kreisperipherie übrig geblieben, also die stärker kutinisierten Teile. Die Form der ganzen Grenzkappe entspricht übrigens seltener einer regelmäßigen Halbkugel, als vielmehr einer vierseitigen Pyramide mit schwach nach außen gewölbten Seitenflächen.

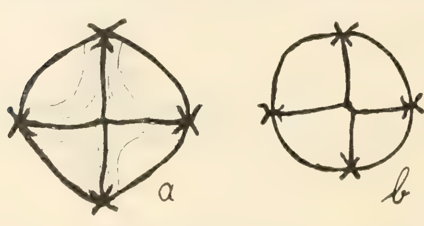


Fig. 7. Grenzkappe der Drüse, von innen gesehen, nach Behandlung mit konz. Schwefelsäure. Vergr. 500.

Aus dieser Darstellung geht hervor, daß wir auch bezüglich der Kutinisierung auf dem Blattquerschnitt (also dem Längsschnitt durch die Drüse) verschiedene Bilder je nach der Richtung der Schnittebene antreffen werden. Man vergleiche hierzu die Fig. 8 u. 9. In Fig. 8 beschränkt sich die Kutinisierung *(g)* auf die basalen und die ganz nach außen gelegenen Teile der Grenzkappe. Man sieht also hier die breiten Durchlaßstellen *(d)*. Auf solchen Schnitten sind die Sammelzellen in ihrer größten Ausdehnung getroffen. Im Gegensatz dazu sehen wir in Fig. 9 die Kappe in ihrer ganzen Länge kutinisiert und haben gleichzeitig die Sammelzellen *(z)* als äußerst schmale Streifen vor uns. Geht gar der Schnitt durch die gemeinsamen Kanten derselben, so werden wir von diesen Zellen über-

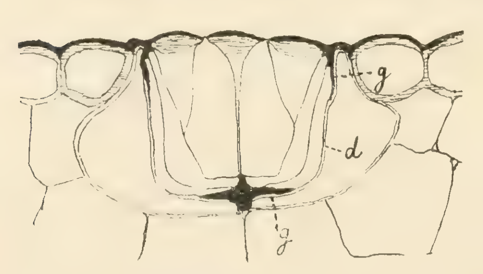


Fig. 8. Erklärung im Text. Vergr. 600.

haupt nichts sehen. Die Längsschnitte durch die Drüsen ergeben ferner, daß die kutinisierten Teile unserer Kappe sich direkt in die Kutikula der Epidermis fortsetzen. Der auf den Flächenschnitten, sei es bei Betrachtung von innen (Fig. 7), sei es von außen (Fig. 1 u. 4), sichtbare Kutinkreis kommt also durch die äußersten Teile der zur Blattfläche senkrechten Partien der Grenzkappe zustande. Schließlich sei nochmals auf Fig. 3 verwiesen, wo ein Flächenschnitt dargestellt ist, der die Drüse ungefähr im unteren Drittel getroffen hat. Man sieht, wie die Kutinisierung hier fast ganz auf die Kanten *(g)* der Drüse beschränkt ist, welche die breiten Durchlaßstellen *(d)* zwischen sich freilassen.

Außerdem läßt aber diese Figur noch erkennen, daß die Kutinisierung an gewissen Stellen auch auf andere Membranen der Drüse übergreift. Von den erwähnten kutinisierten Kanten *(g)* aus gehen nämlich leistenartige (also auf dem Querschnitt zapfenartig erscheinende) Fortsätze von derselben Beschaffenheit bis zu den Kanten der Sekretionszellen einwärts, und die Becherzellen erscheinen seitlich an diese Leisten angeschlossen. Außerdem finden wir aber noch, wie die Betrachtung der medianen Längsschnitte durch die Drüsen (= Blattquerschnitte) lehrt (vgl. Fig. 2, 8, 9), daß sich ein zapfenartiger Vorsprung der kutinisierten Membranmasse einmal zwischen die Becherzellen am Grunde der Drüse und bis zur Basis der Sekretionszellen schiebt, und dann in entgegengesetzter Richtung als kürzerer Vorsprung die Sammelzellen an der gemeinsamen kleinen Grenzfläche voneinander trennt.

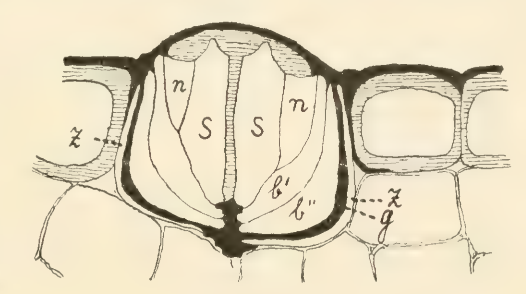


Fig. 9. Erklärung im Text. Vergr. 640.

Geht man nun auf den Drüsenlängsschnitten zur Betrachtung der Außenfläche der Drüse über, so bemerkt man, daß die dortige Membran bedeutend verdickt ist. In der Umgebung der oberen Enden der Becherzellen bis zur oberen Außenkante der Nebenzellen — und mit dieser abschneidend — ist sie in ihrer ganzen Dicke kutinisiert. An der eigentlichen Außenfläche der Drüse ist diese mit einer Kutikula überzogen, welche sich nicht weiter von derjenigen der übrigen Epidermiszellen unterscheidet.

Die Art, wie die Kutinkappe der Drüse mit den anstoßenden Epidermiszellen verknüpft ist, ist am besten auf Oberflächenschnitten bei Betrachtung von der Außenseite her zu sehen. Wie Fig. 1 und 4 zeigen, gehen von den vier Kanten kleine Fortsätze aus, die sich mit fast zweispaltigen oder klauenartigen Enden an die Epidermiswände anschließen. Diese zweispaltigen Enden sind namentlich an Schwefelsäurepräparaten gut zu sehen (Fig. 7 *a* u. *b*). Auch die Fortsätze nach den Nebenzellen hin erscheinen dann an ihren Enden etwas zweispaltig.

Die ganze Drüse erscheint somit gleichsam in dem benachbarten Gewebe wie verankert, und gleichzeitig wird durch die erwähnten Vorsprünge der Kutinschicht nach innen der Zusammenhalt der Drüsenzellen untereinander verstärkt. Auf die Festigkeit solcher kutinisierten Epidermiszellen ist z. B. von Damm[1]) hingewiesen worden. Andererseits erscheint jedoch die Dehnbarkeit und Elastizität von Korkzellen gering[2]), so daß wir doch vielleicht ihre Bedeutung im vorliegenden Falle in erster Linie in der Regulierung der Wasserbahn bei der Aufnahme und Abgabe zu sehen haben.

Unter diesem Gesichtspunkt erscheint die weitgehende Abschließung der Drüse vom umgebenden Gewebe besonders einleuchtend. Nur die erwähnten Durchlaßstellen bleiben unkutinisiert. Und durch sie kommunizieren lediglich die vier Sammelzellen mit der Drüse.

Wie steht es nun mit den Ausführungswegen? Wie bezüglich des übrigen Baues der Drüse sind auch in dieser Beziehung die bisherigen Literaturangaben sämtlich unrichtig. Bei Solereder ist dieser Punkt überhaupt ganz vernachlässigt. Auf ganz besonders dünnen und glücklich geführten Mikrotomschnitten, die mit Sudanglyzerin möglichst tief gefärbt sind (Fig. 2, 8, 10), sieht man, daß über den etwas papillenförmig sich nach außen vorstülpenden Sekretionszellen die Kutikula punktförmig *(p)* unterbrochen ist. Demgemäß sieht man auch an Flächenschnitten, deren Zellinhalt durch kurze Behandlung mit Javellescher Lauge entfernt worden ist, nach Färbung mit Sudanglyzerin usw. über jeder der vier Sekretions-

1) „Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotylen". (Beihefte z. Bot. Zentralbl., XI, 1902, S. 219.)

2) S. Schwendener, „Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen". (Abhandl. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1882.)

zellen je einen äußerst winzigen Porus von kleinerem Durchmesser als 1 μ (Fig. 1, 4). Wie in der erwähnten Fig. 10 dargestellt ist, grenzt aber das Plasma an diesen Stellen nicht etwa unmittelbar an die Außenwelt. In diesem Falle müßte ja auch das Plasma infolge des osmotischen Druckes seiner Vakuolen durch die Öffnung teilweise herausgepreßt werden. In der Tat sieht man denn auch bei genauerer Betrachtung, daß unterhalb des Porus eine kleine Membrankappe (Fig. 2 *m*) ausgebildet ist, welche die Zelle nach außen abschließt. Die in Fig. 9 u. 10 durch horizontale Strichelung

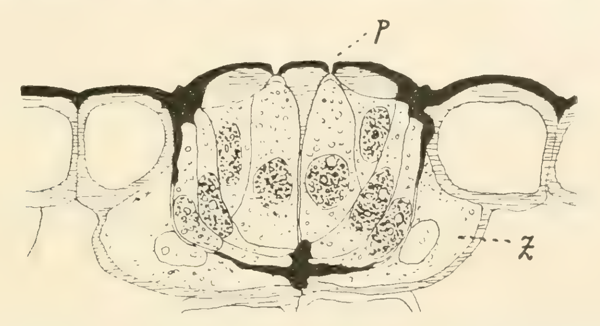


Fig. 10. Medianer Längsschnitt durch eine Drüse, Zellinhalt fixiert und gefärbt. Vergr. 550.

bezeichneten Membranen sind als mehr oder weniger unveränderte Zellulosewände zu denken.

Bezüglich der erwähnten dünnwandigen, kleinen Kappen unter den Kutikularporen der Sekretionszellen war ich zunächst im Zweifel, ob es sich hier nicht vielleicht um eine Schleimsubstanz, ähnlich etwa dem sog. „Kallusbelag" der Siebplatten handeln könne, wofür eine etwas stärkere Lichtbrechung als in den übrigen Wandteilen sprechen konnte. Die Kappen färbten sich jedoch nur wenig mit Korallin-Soda und wurden auch mit Chlorzinkjod-Lösung nicht rotbraun, allerdings auch nicht deutlich bläulich. Es dürfte sich wohl um etwas veränderte Zellulose handeln, an der auffällig ist, daß durch Dimethylamidoazobenzol-Glyzerin meist eine ganz schwach gelbliche Färbung erzielt wird. In manchen Fällen war übrigens unterhalb der beschriebenen Kappe *(k)* noch die Andeutung einer neuen Kappenlamelle sichtbar (vgl. Fig. 11, rechts). In Javellescher Lauge veränderte sich die Kappe nicht augenfällig.

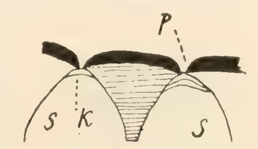


Fig. 11. Äußerster Teil eines Längsschnittes durch die Drüse. p = Poren, k = Porenkappe, s = Sekretionszellen. Vergr. 1000.

Was die Korkstoffe im einzelnen anbetrifft, so finden wir an der Außenfläche der Drüse eine reine Kutinlamelle, wie auch sonst bei einer kutikularisierten Epidermis. Sie verschwindet bei genügend langer Behandlung mit Javellescher Lauge oder mit Kalilauge, ohne einen Rest zu hinterlassen. Die übrigen (inneren) Teile der Membran lassen dagegen bei einer derartigen Behandlung eine Kohlehydratgrundlage deutlich zurück, sie wären also nach der Kroemerschen Terminologie[1]) als „kutisierte Lamellen" zu bezeichnen, denen kutisierende Stoffe molekular eingelagert sind. Daß es sich hier nicht etwa um Holzlamellen handelte, die manche ähnliche Färbung geben, konnte u. a. durch Behandlung mit Javellescher Lauge (nach Artur Meyers Vorschrift hergestellt) erkannt werden, gegen welche Suberine bekanntlich sehr widerstandsfähig sind; übrigens unterscheidet sich schon die nur schwach rötliche Färbung verholzter Lamellen meist deutlich genug von der mehr oder weniger rotbraunen, welche durch Korkstoffe hervorgerufen wird. Auch neben der Kutisierung ist keine Verholzung nachzuweisen, wie das sonst gelegentlich vorkommt. Ob neben den kutisierten Lamellen auch vielleicht z. T. noch Suberinlamellen nach der Kroemerschen Bezeichnung hier oder da an unserem Objekt vorkommen, wage ich nicht sicher zu entscheiden. Bemerkt habe ich von ihnen nichts.

Damit wäre in den Hauptzügen wohl das Wichtigste über den Bau der Drüsen von *Statice Gmelini* gesagt. Die übrigen *Statice*-Arten, welche mir zufällig lebend zur Verfügung standen (*St. latifolia, incana* u. a.), unterschieden sich im Bau ihrer Drüsen nicht merklich von *St. Gmelini.* Auch eine größere Zahl von *Armeria*-Arten, darunter *A. vulgaris,* von der weiter unten noch die Rede sein wird, hatte ganz denselben Drüsenbau bis auf geringfügige Abweichungen in der Stärke der kutisierten Grenzkappe und dergl.

Historisches. Nur ganz kurze Bemerkungen seien noch zugefügt über die wesentlichsten Punkte, in denen meine Darstellung von der früherer Autoren aus jüngerer Zeit abweicht. Noch Maury (1886)[2]) läßt die, wie wir sahen, aus (wenn wir die vier Zuleitungszellen nicht mitrechnen) 16 Zellen bestehenden Drüsen aus nur vieren zusammen-

---

1) „Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermen-Wurzel". (Bibl. botan. 59, 1903.)

2) „Etudes sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginacées". (Ann. sci. nat., VII. sér., IV, 1886, S. 1.)

gesetzt sein, wie dies schon von Mettenius[1]) behauptet war. Alle neueren Autoren, wie Vuillemin[2]) und Solereder (a. a. O.), geben ihnen im ganzen deren acht. Dabei sind nur die Nebenzellen von der Fläche gesehen worden, und diese dann auf Blattquerschnitten meist mit den Becherzellen verwechselt worden, teils durch unrichtige Kombination, teils weil die trennenden Wände einerseits zwischen Neben- und Becherzellen und andererseits zwischen äußeren und inneren Becherzellen wegen ihrer Zartheit ganz übersehen wurden. Das ist auch bei de Bary[3]) der Fall. Wie unzutreffend Solereder, der alle früheren Autoren benutzen konnte, u. a. auch die ziemlich fehlerhafte Arbeit von Wilson[4]), die kutisierte Membran beschreibt, so daß ganz unverständlich wäre, wie die Drüsenzellen am Leben bleiben, geschweige denn funktionieren könnten, wurde schon oben erwähnt. Vuillemin hat dagegen das Verdienst, schon auf die punktförmigen Durchbrechungen der Kutikula über den Sekretionszellen aufmerksam gemacht zu haben. Er läßt es dahingestellt, ob, wie bei zahlreichen tierischen Drüsen, die Plasmahaut hier direkt an die Außenwelt grenzt oder ob „une mince cloison insensible au chloro-iodure de zinc“ an diesen Stellen ausgebildet ist. Gesehen hat er von einer solchen nichts, was bei dem damaligen Stande der Mikrotechnik gewiß sehr entschuldbar ist. Solereder ist dieser wichtige Punkt der Darstellung Vuillemins ganz entgangen.

Wenden wir uns nun noch in aller Kürze dem lebenden Inhalt der Drüsenzellen zu. Wie so häufig in solchen, auch bei tierischen Objekten, fällt vor allem der reiche Plasmainhalt auf (Fig. 10). Das gilt von allen die Drüse zusammensetzenden Zellen, insbesondere aber von den Sekretionszellen. Vakuolen sind dort zunächst nur schwer nachzuweisen, bei der Intravitalfärbung mit Neutralrot in der von mir angegebenen Weise[5]) sieht man indessen mehrere meist sehr kleine, ungefähr kugelige Zellsaftbläschen, welche den Farbstoff rasch speichern. Die übrigen Zellen der Drüse haben etwas größere Vakuolen, und zwar meist eine jede mehrere derselben, welche sich gegen Neutralrot ebenso verhalten. Mit diesem Farbstoff ist auch festzustellen, daß die Saftreaktion der Drüsenzellen annähernd neutral, jedenfalls aber nicht sauer ist, wie meist in den übrigen Zellen des Blattes.

Weiter ist der lebende Inhalt der Drüsenzellen, wie ebenfalls auch sonst in solchen Zellen bei anderen Objekten häufig, durch den Besitz besonders großer Kerne ausgezeichnet. Sie sind reich

---

1) „Filices horti botanici Lipsiensis“. (1856, S. 10.)

2) „Recherches sur quelques glandes épidermiques“. (Ann. sci. nat., VII. sér., V, 1887, S. 152.)

3) „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne“. (Leipzig 1877, S. 113.)

4) „The mucilage and other glands of the Plumbaginaceae“. (Annals of Botany, IV, S. 231.)

5) „Zur Kenntnis des Kohlenhydratstoffwechsels von *Beta vulgaris*.“ (Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1911, S. 236.)

an Chromatin und zeigen einen kleinen Nucleolus oder mehrere derselben. Bei dieser Gelegenheit sei nur kurz daran erinnert, welche Bedeutung für die sekretorische Funktion der Drüsen von mancher Seite gerade den so gebauten Zellkernen zugeschrieben wird. Man vergleiche hierzu die Fig. 10. Die körperliche Form der Kerne erkennt man übrigens erst nach Hinzuziehung auch von Querschnitten durch die Drüse (parallel zur Blattfläche), wie Fig. 3 einen darstellt. Die Form ist, wie man sieht, meist mehr oder weniger die einer großen flachen Scheibe. Sie pflegen sämtlich auf dem direkten Wege zu liegen, welchen die aus den Sammelzellen die Durchtrittsstellen passierenden Stoffe nehmen. Es ist auch auffällig, daß die ebenfalls ziemlich großen Kerne der Sammelzellen den Durchtrittsstellen gewöhnlich angeschmiegt liegen. Alle diese Verhältnisse machen den erwähnten Gedanken an eine unmittelbare Beteiligung der Kerne beim Stoff- oder Wassertransport in die Drüse hinein und bei der Sekretion aus ihr zunächst wohl begreiflich, doch sind die Zusammenhänge offenbar komplizierter und indirekt.

Da mich die Entwicklungsgeschichte der Drüsen weniger interessierte, so habe ich mich nicht weiter um sie bemüht. De Bary (a. a. O.) beschreibt ihre Entstehung aus Epidermiszellen. Da er jedoch den Bau nicht richtig erkannt hat und, wie wir sahen, auch immer fälschlich nur von acht Drüsenzellen spricht, so wäre auch seine entwicklungsgeschichtliche Darstellung noch zu vervollständigen und zu verbessern.

Physiologisch von Interesse ist bezüglich der Entwicklung jedoch, daß die Drüsen schon außerordentlich frühzeitig auf dem Blatte auftreten. Schon wenn dieses z. B. bei *Statice Gmelini* nur wenige Millimeter lang ist und noch zum größten Teil aus fast ganz undifferenzierten Zellen besteht, treten in der noch überaus kleinzelligen Epidermis einzelne fertige Drüsen hervor, welche, dem übrigen Gewebe weit vorauseilend, an Zahl rasch zunehmen. Der Sinn dieser Erscheinung liegt offenbar darin, daß die Drüsen alsbald nach Erscheinen des Blattes möglichst frühzeitig in Funktion treten müssen.

Beobachtet man solche ganz jungen Blätter näher, so sieht man, daß vom Grunde her vor und während der Entfaltung ein klebriger Schleim sezerniert wird, der den dort befindlichen Schleimdrüsen seine Entstehung verdankt. In späteren Stadien ist von einer Schleimausscheidung bei der von mir studierten Art und wohl

auch bei den meisten anderen nichts mehr wahrzunehmen. Schon vor der Entfaltung, die in außerordentlicher Jugend stattfindet, sieht man auch eine Salzsekretion, und zwar zunächst meist eine wesentlich stärkere auf der ursprünglich eingerollten Oberseite. Doch eilen wir hiermit bereits dem physiologischen und biologischen Teil unserer Darstellung voraus.

Nur über die Verteilung der Drüsen sei noch ein Wort verstattet. Sie finden sich bei unserer Art ziemlich gleichmäßig über die ganze Blattfläche (Fig. 12) verstreut, und sowohl auf der Ober- wie Unterseite des Blattes, wie es auch sonst bei den Arten der

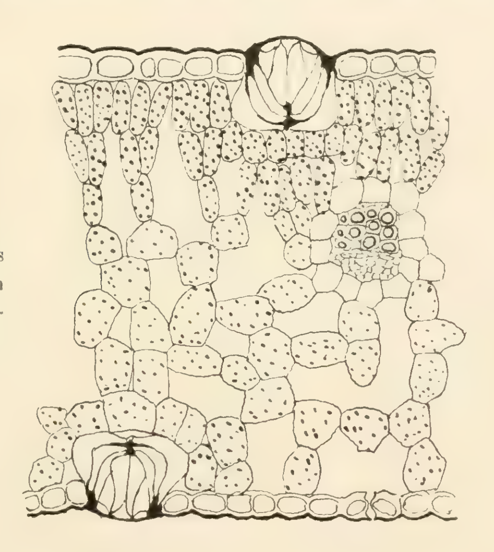


Fig. 12. Querschnitt durch das Blatt, je eine Drüse an der Ober- und Unterseite. Vergr. 220.

Familie der Fall ist. Über die Häufigkeit der Drüsen, verglichen mit der der Spaltöffnungen, gibt folgende Tabelle Auskunft:

Blatt	Drüsen pro qcm auf der		Spaltöffnungen pro qcm auf der	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
Nr. 1: 7,5 cm lang, 3,8 „ breit	721	644	8890	5413
Nr. 2: 11 „ lang, 6,8 „ breit	740	689	6687	3580

(Messung mit dem Zeichenapparat.)

Der Durchmesser einer Drüse beträgt in der Flächenansicht, die Sammelzellen nicht mitgerechnet, durchschnittlich etwa 43—46 μ.

II. Physiologischer und biologischer Teil.

A. Die Tätigkeit der Drüsen.

In dem, was über den anatomischen Bau der Drüse ermittelt und im vorigen Abschnitt mitgeteilt wurde, treten schon einige Züge augenfällig hervor, die für die Leistung der Drüse von Bedeutung sein müssen. Die große Zartheit der Membranen, welche gerade die Ursache gewesen ist, daß der eigentümliche Bau dieser Gebilde solange völlig verkannt werden konnte, soll offenbar eine möglichst hohe Durchlässigkeit gewährleisten. Andererseits würden die Drüsen, inmitten der derben Epidermis und dem übrigen Blattgewebe, in das sie in so großer Zahl eingeschaltet sind, loci minoris resistentiae darstellen, und so wird dem die derbe, die Drüse umgebende Grenzkappe Rechnung tragen sollen, und zwar nicht nur den festen Zusammenhalt der Drüse mit dem Nachbargewebe, sondern auch den der einzelnen zarten Zellen, untereinander also den Schutz der Drüse als solcher gewährleisten. Vielleicht trägt auch der in der tätigen Drüse ständig wirksame hydrodynamische Druck zum Festigungsbedürfnis bei. Auch die Kutisierung dieser Membran ist offensichtlich bedeutungsvoll. Beträfe sie die gesamte Oberfläche derselben, wie die früheren Darstellungen wollten, so wäre infolge des unterbundenen Wasser- und Stoffverkehrs mit dem übrigen Blattgewebe nicht möglich, daß die Drüsenzellen während der gesamten Lebensdauer des Blattes lebend blieben und ihre Tätigkeit aufrecht erhielten, wie dies tatsächlich der Fall ist. In Wahrheit findet sich aber, wie gezeigt wurde, an einem ziemlich begrenzten Flächenstück je eine unkutisierte Durchlaßstelle vor jeder Sammelzelle. Damit ist der Weg, den die auszuscheidenden Stoffe nehmen, vorgezeichnet, und das ganze Gebilde zeigt somit auch in dieser Beziehung den Kompromiß zwischen dem Festigungs- und Durchlässigkeitsprinzip. Interessant gerade in dieser Hinsicht ist die Art, wie die Drüsen außer Funktion gesetzt werden (vgl. weiter unten).

Bedeutungsvoll für den Weg, den die auszuscheidenden Stoffe nehmen, ist auch wohl der Umstand, daß die kutisierte Grenzkappe an den Sammelzellen bis zur äußeren Kutikula durchgreift, daß also ein unmittelbarer Stoffverkehr zwischen Epidermis und Drüse unmöglich gemacht ist. Dadurch ist offenbar einem seitlichen Ausweichen des Exkretstromes in die Epidermis hinein möglichst vor-

gebeugt, von wo aus eine direkte Abgabe des Salzes ja nicht mehr möglich wäre und eine indirekte durch Vermittelung der Drüse infolge der ziemlich dicken Seitenwände der Epidermis vielleicht nur langsam und schwer erfolgte. So wird der Strom, wenn er die Durchlaßstellen passiert hat, direkt auf die Sekretionszellen zugeleitet.

Von der Bedeutung der Kutikularporen über den letzteren wäre zu sagen, daß ohne sie eine wässerige Ausscheidung nicht stattfinden könnte. Derartige Gebilde dürften auch noch anderwärts unter ähnlichen Verhältnissen auffindbar sein. Die winzigen Membrankappen unterhalb der Poren bewirken, daß nur flüssiges Sekret die Drüse verlassen kann, was nach den Angaben Schtscherbaks und anderen Beobachtungen, die meist in trockener Luft angestellt wurden, durchaus nicht selbstverständlich war.

a) Die Wassersekretion.

Wenn wir nun dazu übergehen, die Ausscheidungstätigkeit der Drüsen selbst zu betrachten, so empfiehlt es sich, die Wassersekretion voranzustellen, und die Frage der mit dem Wasser in Lösung nach außen beförderten Stoffe vorläufig außer acht zu lassen. Daß die Sekretionen stets nur flüssiger Natur sind und sein können, wurde ja oben schon betont.

Von vornherein möchte ich aber bemerken, daß es keineswegs in meiner Absicht liegt, das Problem der Wassersekretion in aller Breite hier zu behandeln, sondern es sollen nur einige wesentliche und für unser Versuchsobjekt charakteristische Züge an der Hand meiner Versuche hier besprochen werden.

Wasser wird von *Statice Gmelini* sowohl als auch von allen übrigen daraufhin untersuchten Angehörigen der Familie durch Drüsentätigkeit stets ausgeschieden, wenn es in ausreichender Menge zur Verfügung steht, und zwar auch dann, wenn der Zustand vollster Turgeszenz nicht im strengen Sinne besteht, also immer wenn nicht gerade ausgesprochener Wassermangel herrscht. Hierbei fällt zunächst in die Augen, daß es sich um eine sekretorische Eigentätigkeit der Drüse handelt.

Volkens (a. a. O.) hat in einer eigens den Drüsen der Familie gewidmeten Mitteilung die gegenteilige Auffassung vertreten, daß eine passive Druckfiltration wie bei den meisten Epithemhydathoden vorliege. Daß die Sekretion gerade in den Drüsen eintrete, sei

„lediglich eine Folge der außerordentlichen Dünnheit und geringen Widerstandsfähigkeit, welche die Außenmembran der Drüsenzellen auszeichnet“. Ausdrücklich wird dies für alle Plumbaginaceen behauptet und als Beweis angeführt, daß an abgeschnittenen Sprossen und Blättern die Sekretion niemals eintrete, also der Wurzeldruck erst die nötige Kraft liefere.

Meine Erfahrungen stehen im schroffen Widerspruch zu diesen Angaben. Man kann die Sekretion, wie auch schon Schtscherbak hervorgehoben hat, sehr schön an abgeschnittenen Blättern sehen, ja nicht nur an solchen, sondern auch an den kleinsten Blattbruchstücken, die man auf Wasser schwimmen läßt. Eine Sekretion von anscheinend unverminderter Ergiebigkeit findet sogar noch an Oberflächenschnitten des Blattes statt, die nur die Epidermis samt Drüsen, aber nichts vom Mesenchym mehr enthalten. Gerade solche Stücke zeigen aufs schärfste, daß es sich lediglich um eine aktive Pressung der Drüsenzellen handelt, und damit stehen auch alle anderen weiter unten mitzuteilenden Erfahrungen im Einklang. Der Wurzeldruck oder auch irgendwelche Druckkräfte im Blatt, etwa im Mesenchym, also außerhalb der Drüsen erzeugte, sind nicht beteiligt.

Die Energie der Wasserausscheidung schwankt ziemlich stark und hängt auch von verschiedenen äußeren Faktoren ab. Bei 20° C fand ich an Blattstücken, die auf Wasser schwammen, eine stündliche Ausscheidung von durchschnittlich 0,861 mg auf den Quadratzentimeter Oberfläche, wie mit einer graduierten Kapillarpipette gemessen wurde. In anderen Fällen war die Abscheidung etwas stärker oder ziemlich viel schwächer, z. B. = 0,287 mg, ohne daß äußere Bedingungen als Ursache dafür gefunden werden konnten. Dieses erhebliche Schwanken war auch der Grund, daß ein genaueres quantitatives Studium der Wirkung äußerer Faktoren auf die Wassersekretion an diesem Objekt untunlich war.

Nur soviel konnte sicher festgestellt werden, daß 1. die Ausscheidungsenergie mit der Temperatur zunahm, 2. anästhesierende und einige giftige Stoffe gewöhnlich die Sekretion etwas verstärken. Zu letzteren gehören z. B. Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Äthylen, Mesitylen usw. Es dürfte sich hier um eine Wirkung der genannten Stoffe handeln, wie sie neuerdings von Grafe und Richter[1])

---

1) „Über den Einfluß der Narkotika auf die chemische Zusammensetzung von Pflanzen I“. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, CXX, 1911, S. 1187.)

studiert wurde; das Hervorpressen von Wasser würde danach auf das besondere Hervortreten hydrolytischer Spaltungen unter Wirkung jener Stoffe und ein dadurch bedingtes Steigen der Turgordrucke zurückzuführen sein, wie es von Johannsen[1]) zuerst beim Fliedertreiben mit Äther angenommen wurde. Bei geringen Konzentrationen dürften übrigens die eigentlichen Narkotika entgegengesetzt wirken. So ist z. B. bei einem allmählich auf nicht mehr als 0,15 g pro 100 ccm Luft gesteigerten Gehalt an Chloroform oder Äther eine starke Verringerung oder sogar ein völliges Ausbleiben der Ausscheidung zu bemerken. Diese Versuche erinnern also an die Wielers, welcher ein Aufhören des Blutens nach entsprechender Behandlung feststellte, sowie an die Lepeschkins[2]) mit *Pilobolus*, der an diesem Objekt die Abhängigkeit der Ausscheidungsenergie von äußeren Faktoren zahlenmäßig bestimmen konnte.

Wie schon oben bemerkt, hängt die Wasserausscheidungsenergie deutlich von der Wasserversorgung ab. Blattstücke, die man auf starken Lösungen nicht aufnehmbarer Stoffe schwimmen läßt, sezernieren nicht mehr. So ist die Sekretion von nicht besonders salzhaltigen Blättern auf einer 8proz. Rohrzuckerlösung bereits etwas schwächer als auf reinem Wasser, auf 14proz. Lösungen schon ziemlich schwach und hört auf etwa 16—18proz. Lösungen im allgemeinen ganz auf. Der osmotische Druck der meisten Blattzellen lag dabei erheblich höher, in diesem Falle waren erst 1,25 GM (pro Liter) Rohrzuckerlösungen als Grenzkonzentration anzusehen. Stark salzhaltige Pflanzen vermögen aber auch in 20- und mehrprozentigen Zuckerlösungen noch ausgiebig zu sezernieren. Verwendet man aufnehmbare Stoffe, so liegt die Sache, wie weiter unten zu zeigen, anders. Auch wenn ganze Pflanzen mit ihrem Wurzelsystem in nicht oder nur langsam aufnehmbare Lösungen gebracht werden, hört sogleich die Sekretion auf. Hochgradige Lufttrockenheit kann indessen nur dann ebenso wirken, wenn infolge der durch sie bedingten Verdunstung die Turgeszenz stark herabgemindert ist. Auch hierüber weiter unten Genaueres.

Wenn wir nach dieser ziemlich summarischen Betrachtung nunmehr für unseren Fall zu einer kurzen Streifung des alten Problems

---

1) „Das Ätherverfahren beim Frühtreiben". (Jena, II. Aufl., 1906.)

2) „Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung aus Pflanzen". (Beihefte z. Bot. Zentralbl., I. Abt., XIX, 1906, S. 409.)

gelangen, wodurch die einseitige Wasserauspressung zustande kommt, so will ich gleich betonen, daß auch ich entscheidende Beobachtungen nicht mitteilen kann, um so weniger als für mich das Verhalten der Salze die Hauptsache war. Daß das Wasser nicht durch osmotische Saugung von löslichen Substanzen, die sich außen auf der Epidermis befinden, austritt, erhellt daraus, daß man ein Blatt oder Blattstück, so oft man will, aufs sorgfältigste mit destilliertem Wasser und Pinsel außen reinigen kann; stets erfolgt, genügende Wasserversorgung vorausgesetzt, sogleich wieder Sekretion von Wasser, wie in dampfgesättigter Atmosphäre am bequemsten festzustellen.

Auf den ersten Blick könnte die bekannte Hypothese Godlewskis, die ja sonst meist abgelehnt wurde, für unseren Fall plausibel erscheinen. Diese Hypothese nimmt bekanntlich regelmäßige Schwankungen des osmotischen Druckes in den Sekretionszellen an und demgemäß ein ruckweises Zusammenziehen und Wiederausdehnung des Protoplasten. Bei jeder Kontraktion der elastisch gespannten Zellhaut soll der Wasseraustritt erfolgen.

Die eine wesentliche Schwierigkeit der Hypothese, die Einseitigkeit des Wasseraustrittes, wäre man hier versucht auf Rechnung der Kutikularporen zu schieben, die dann die Orte geringsten Widerstandes gegen den Filtrationsdruck darstellen würden. Dann wäre auch für die Zwischenschaltung der „Grenzkappe“ und der beiden Lagen von Becherzellen und der Nebenzellen zwischen Sammel- und Sekretionszellen die Erklärungsmöglichkeit gegeben, daß sie an den übrigen Stellen dem Wasser einen Widerstand entgegenzusetzen hätten, speziell an den nicht kutisierten Stellen der Grenzmembran. Dazu wären natürlich nicht die sehr zarten Zellwände, sondern die fast die gesamten Zellen ausfüllenden Protoplasten geeignet; der bedeutende Filtrationswiderstand des Plasmas gegen Wasser tritt ja bei jeder Deplasmolyse zutage[1]).

Indessen ist gerade hier sehr leicht der Nachweis zu erbringen, daß die Godlewskische Hypothese nicht in Frage kommen kann. Vermehrt man zunächst den Widerstand gegen den Wasseraustritt durch die Poren dadurch, daß man z. B. die Blattoberfläche ganz oder zum Teil mit Vaseline überstreicht, so tritt das Wasser jetzt

1) Vgl. z. B. H. Lundegårdh, „Über die Permeabilität der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* unter verschiedenen äußeren Bedingungen“. (Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., XLVII, 1911.)

nicht etwa in das Blattgewebe über, was an einer Injektion der Intercellularen kenntlich wäre, sondern selbst ziemlich dicke aufgetragene Vaselineschichten, ebenso Decken von Wachs und Wachsgemischen werden durch den Druck, mit dem das Wasser austritt, mit Leichtigkeit emporgehoben. Wie bedeutend dieser Sekretionsdruck ist, zeigen auch Versuche, bei welchen man ihn den hydrostatischen Druck einer darüber stehenden Wassersäule überwinden läßt. Man befestigt hierbei die Blattstücke am Boden eines Zylindergefäßes, das darauf mit Wasser überschichtet wird. Ich verwandte Drucke bis zu 0,1 Atmosphäre, trotzdem bleibt wieder die Injektion mit Wasser aus, es wird vielmehr lebhaft weiter sezerniert, wie die fortdauernde ausgiebige Entsalzung derartiger Blätter in solchen Kochsalzlösungen beweist, die gleiche Konzentration wie die zu Versuchsbeginn in den Blattzellen befindliche Natriumchloridlösung haben (näheres vgl. Abschnitt III B a).

Ich habe denselben Versuch auch mit Quecksilber und noch höheren Drucken mit gleichem Ergebnis durchgeführt. Es wurden Blattstücke, deren Innenkonzentration an Natriumchlorid 0,98 % betrug, auf einer mit einer gleichen Lösung getränkten Fließpapierschicht mit Glasstäben festgedrückt erhalten und darüber Quecksilber bis zur Höhe von 22 cm geschichtet. Nach 14 Stunden war die NaCl-Konzentration in den Blattstücken durch Sekretion auf 0,52 % gesunken. Injektion der Intracellularen war nirgends erfolgt.

Zudem müßten ja auch bei der Wiederausdehnung der sezernierenden Zellen und dem dadurch bedingten Nachschub von Wasser dieselben Reibungswiderstände wie bei der Exkretion überwunden werden. Man könnte zunächst vielleicht annehmen, daß die dabei zu fordernde Wiederaufsaugung des Sekretionswassers vermieden wäre durch eine eventuell inzwischen erfolgte Verdunstung. Daß eine solche Aufsaugung aber auch bei ausbleibender Verdunstung nicht erfolgt, lehren u. a. alle Versuche mit Blattstücken in dampfgesättigter Luft, wobei eine kontinuierliche Vermehrung des Sekretionswassers entgegen dem Druck des bereits sezernierten erfolgt, vielfach bis die Stücke untersinken.

Überhaupt tritt, wo man etwa einmal bei Versuchen mit Blattstücken, die mit Fett bestrichen sind und auf Wasser oder Lösungen schwimmen, eine Injektion der Intracellularräume beobachtet, diese stets vom Schnittrande her ein, steht also mit der Verteilung und Tätigkeit der Drüsen in keinerlei Zusammenhang, sondern ist

wie bei untergetauchten Luft-Blättern beliebiger Arten eine Folge der Luftverdrängung und mangelnden Luftzufuhr.

Nur an Blättern, die ich im Spätherbst und Winter untersuchte, und bei Verwendung dicker Vaselineschichten, sah ich mitunter Infiltrationen, die zum Teil möglicherweise von den Drüsen ausgegangen sein mochten, sehr viel wahrscheinlicher aber durch die Spaltöffnungen erfolgt waren. Solche Blätter haben, wie noch näher zu besprechen, eine geringere Sekretionskraft, die überhaupt irgendwie von dem Gehalt der Drüsen und Blätter an irgendwelchen osmotisch wirksamen organischen Stoffen abhängen muß. (Denkbar wäre natürlich eine solche Infiltration der Intercellularen auch bei einem lediglich nach außen gerichteten Sekretionsdruck der ausscheidenden Zellen, indem die Sekretionsflüssigkeit von deren Kuppen auf dem Wege durch die dicken Außenwände der Nebenzellen rückwärts in das Mesophyll gelangen könnte. Doch bleibt, wie gesagt, nur unter den bezeichneten besonderen Umständen eine derartige schwache Möglichkeit offen.)

Unter normalen Verhältnissen ergibt sich also aus unseren Versuchen, daß der Wasseraustritt aus den Poren durch eine ansehnliche, einseitig wirkende Druckkraft hervorgerufen wird, die in der Drüse selbst erzeugt wird. Und daß sie kontinuierlich wirkt, kann man in günstigen Fällen schon durch direkte Beobachtung der Tropfenvergrößerung unter dem Mikroskop in einer kleinen feuchten Kammer feststellen, deren Deckglas mit Glyzerin bestrichen wurde. Es empfiehlt sich dann zur besseren Beobachtung der Tropfenvergrößerung die Blattoberfläche mit einer ganz dünnen Fettschicht zu überziehen, welche die Ausbreitung der Tropfen nach ihrer Auspressung verhindert. Auch Lebermooselateren, die zu hygroskopischen Bewegungen befähigt sind und an einem Ende mit Hilfe eines kleinen Kanadabalsamtropfens nahe der Epidermis befestigt wurden, habe ich zu Hilfe genommen. Nichts deutet auf eine intermittierende Sekretion.

Pfeffer[1]) hat zur Erklärung der einseitigen Wasserauspressung, die bekanntlich ja auch für die Wasserversorgung der Gefäße durch das Wurzelparenchym in Frage kommt, zwei Hypothesen aufgestellt, von denen die erste eine ungleiche Verteilung der osmotisch wirksamen Stoffe im Plasma verlangt, wodurch an der Zellseite mit geringerer Konzentration mit einem der osmotischen Potential-

1) „Osmotische Untersuchungen". (Leipzig 1877, S. 223 ff.)

differenz entsprechenden Druck kontinuierlich Wasser abgegeben werden müßte. Eine zweite Vorstellung verlangt eine ungleiche Permeabilität des Plasmas für gelöste Stoffe, die an der Stelle der Sekretion geringer sein müßte.

Lepeschkin (a. a. O.) hat beide Vorstellungen eingehend erörtert. Die auf S. 422 der angeführten Arbeit gegen die erste Hypothese beigebrachten Argumente wird man freilich nicht für stichhaltig erklären können. Das sekretorische Verhalten der Versuchspflanzen während der Narkose in Hinsicht auf die Hypothese Wielers[1]), nach welcher die Atmung das Hilfsmittel wäre, durch welches das Plasma stets für die Unterhaltung der Ungleichheit der Stoffverteilung Sorge trüge, beweist nichts, da es je nach den angewandten Mengen entgegengesetzt sein kann, und die in Betracht kommenden Zusammenhänge ganz undurchsichtig sind. Auch der Hinweis darauf, daß die Hauptmenge der osmotisch wirksamen Stoffe bei Lepeschkins Hauptversuchsobjekt — *Pilobolus* — anorganischer Natur sind, und daß die Konzentration des Zellsaftes mit zunehmendem Alter geringer werden soll, kann, wie wohl nicht näher ausgeführt zu werden braucht, im fraglichen Sinne gar nichts beweisen.

Wir brauchen hier auch nicht auf die interessante mathematische Behandlung einzugehen, mit der Lepeschkin[2]) die Folgen aus der Anwendung der zweiten Hypothese auf ein- und mehrzellige Pflanzen gezogen hat, eine Behandlung, auf die er den negativen Schluß gründet, daß ihren Resultaten die beobachteten Tatsachen und Versuchsergebnisse nirgends widersprechen.

Wesentlich wichtiger, da die entsprechende mathematische Durchführung für die erste Hypothese fehlt, erscheint mir der von Lepeschkin gelieferte Nachweis, daß *Pilobolus*, wenn man den Pilz nur mit der oberen Seite, an welcher die Sekretion stattfindet, in Zuckerlösungen usw. tauchen läßt, bedeutend geringere Druckhöhen und damit auch ein viel geringeres Zellvolumen ergab, als wenn die normal Wasser aufsaugenden unteren Teile mit dem Substrat in unmittelbarer Berührung standen. Sofern sich nicht etwa, z. B. infolge abweichender chemischer Beschaffenheit der Membran, die oberen Teile der Sporangienträger von *Pilobolus* als weniger durchlässig für Wasser erweisen sollten (eine dort vor-

1) Cohns Beiträge, VI, 1893, S. 164 ff.

2) A. a. O. und Zeitschrift für physikalische Chemie, XLVIII, 1905, S. 596.

handene Fettschicht hat Lepeschkin jedesmal entfernt), sehe auch ich nicht, wie man die Versuche Lepeschkins anders deuten könnte.

Ebensowenig wie der genannte Autor bei Untersuchung der Verhältnisse bei *Phaseolus multiflorus* imstande gewesen ist, einen zu dem eben erwähnten analogen und gleichwertigen Versuch durchzuführen, ist mir dies bei *Statice* geglückt.

Man könnte zunächst denken, und ich selber war der Meinung, daß dies gerade bei unserem Objekt möglich sein müßte. Denn, wenn man intakte Blätter auf der Oberfläche von Wasser schwimmen läßt oder wenn man besser statt dessen Blattstücke nimmt, deren Schnittränder man mit Vaseline oder dergl. für Wasser undurchlässig gemacht hat, so müßte wegen der Dicke der Kutikula dadurch die Wasseraufnahme ganz oder fast ganz auf die Drüsen beschränkt werden, genauer auf die unter den Kutikularporen liegenden Kuppen der Sekretionszellen, wo ja die mutmaßlichen Stellen größerer Plasmapermeabilität zu suchen sein würden. Der Durchmesser eines jeden Porus beträgt etwa 0,75 μ, also der Flächeninhalt $= 0{,}141\ \mu^2 \cdot \pi$, jede Drüse hat vier Poren, zusammen also $= 0{,}564\ \mu^2 \pi$. Auf den Quadratzentimeter Epidermis kommen etwa 720 Drüsen, deren Pori zusammen also eine Fläche von $406{,}1\ \mu^2 \pi$ Größe darstellen. Setzt man diesen Wert $= r^2 \pi$, so ist $r = \sqrt{406{,}1}\ \mu = 20{,}152\ \mu$.

Wenn man also an Blattstücken, die mit der einen (oberen) Epidermis, nachdem sie etwa mit Vaseline verschmiert ist, und nach Anbringung je eines kleinen Einstiches in ihr von je 40 μ Durchmesser pro 1 qcm Fläche auf Wasser schwimmen läßt, so würden derartige Stücke durch Vermittelung der Mesophyllzellen, also normal permeabler und dementsprechend zur Erzeugung höherer Turgordrucke befähigter Zellen Wasser aufsaugen können. Es müßte sich dann eine entsprechende Verschiedenheit in der Aufnahmefähigkeit für Wasser bei beiderlei Stücken, d. h. den nur durch die Poren und den nur durch die Einstiche aufnehmenden zeigen, da sie zwar mit derselben Querschnittsfläche, aber ungleich dazu befähigten Zellen arbeiten. In der Tat zeigen nun die der ersten Art entsprechend präparierten Stücke niemals auf der gegenüberliegenden Seite Sekretion, die der letzten dagegen wenigstens manchmal unter sonst gleichen Bedingungen. Ich wage aber nicht, Schlüsse im Sinne dieser Erörterungen aus solchen Versuchen zu ziehen. Immerhin zeigte sich auch bei Gelegenheit der weiter

unten zu besprechenden Absalzungsversuche, daß die Sekretionszellen der Drüsen zur Wasseraufnahme von außen nicht oder wenigstens nicht bis zur Erreichung eines für die Sekretion unerläßlichen Mindestmaßes der Turgeszenz befähigt sind, sondern daß sie vielmehr bei unverschlossenen Schnitträndern auch im untergetauchten Zustande sogleich lebhaft Wasser bezw. Lösung nach außen abgeben. Dieses Verhalten spricht demnach wohl mehr im Sinne des zweiten Pfefferschen Schemas, scheint mir aber, wie gesagt, zur Entscheidung unserer Frage noch nicht ausreichend.

Was nun den schon oben erwähnten und von Lepeschkin zur Stützung seiner Auffassung herangezogenen Umstand anbelangt, daß bei länger andauernden Sekretionsversuchen die Konzentration der Sekrete allmählich sinkt, so war dies auch bei unserem Objekt der Fall. Aber wie die weiter unten besprochenen Absalzungsversuche ohne jeden Zweifel beweisen, ist das die selbstverständliche Folge der Drüsentätigkeit, durch die eben nach und nach alle permeïerfähigen Salze ausgestoßen werden, so daß dies in reinem Wasser ganz natürlich zu einer raschen Verarmung des Sekretes an festen Stoffen führen muß.

Ich will als Beispiel hier einen derartigen Versuch anführen. Die Blattstücke schwammen mit der Oberseite nach unten auf destilliertem Wasser in flachen bedeckten Schalen, dessen Temperatur zwischen 19,5° und 21° C schwankte. Das Sekret wurde in graduierten Kapillaren aufgefangen.

Dauer der Sekretion in Tagen	Datum	Sekretmenge pro Tag	Konzentrationen der ausgeschiedenen Flüssigkeit
5	10.—14. Juli	1,253 g	0,47 %
5	15.—19. "	1,611 "	0,42 "
5	20.—24. "	1,061 "	0,29 "
5	25.—29. "	0,988 "	0,21 "
3	30. Juli bis 1. Aug.	0,763 "	0,19 "
2	2.—3. Aug.	0,610 "	0,17 "
6	4.—9. "	0,455 "	0,17 "
3	10.—12. "	0,311 "	0,14 "

Es ist also ein kontinuierliches Fallen der Konzentrationen und der ausgeschiedenen Flüssigkeitsmengen zu beobachten.

Während nun bei *Phaseolus* die meisten der sezernierenden Haare nach Schluß des Versuches nach dem genannten Verfasser

abgestorben waren, was dieser mit der Verarmung der Zellen an anorganischen Stoffen in ursächlichen Zusammenhang bringt, blieben die Drüsen selbst bei der langen Dauer unseres Versuches alle am Leben. Überhaupt trifft man nur sehr vereinzelt auf tote und außer Funktion gesetzte Drüsen. In welcher Weise dies letztere erfolgt und unter welchen Bedingungen, wird an späterer Stelle besprochen werden.

Daß anorganische Stoffe in den Drüsenzellen für die Mechanik und Energie der Ausscheidung eine besondere Rolle spielen, wie Lepeschkin das für seine Objekte angibt, ist bei *Statice* wegen der ungemein hohen Permeabilität (vgl. weiter unten) der Sekretionszellen für Salze schon von vornherein wenig wahrscheinlich. Blätter selbst mit hohem Salzgehalt im Innern zeigen denn auch keine auffällige Steigerung ihrer Sekretion auf Wasser. Vielmehr dürften, wie schon angedeutet, hier vor allem oder ausschließlich organische Verbindungen in Frage kommen. Das möchte ich daraus als wahrscheinlich folgern, daß die Abnahme der Ausscheidungsenergie und die Verarmung des Sekretes an festen Stoffen an solchen längere Zeit auf destilliertem Wasser sezernierenden Blättern besonders in die Augen springt, die im Dunkeln oder wenigstens unter ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen stehen. In der folgenden Tabelle ist unter a ein Versuch im Dunkelschrank, unter b ein gleichzeitig mit demselben Material in der Mitte des Laboratoriums und unter c ein ebenso an einem nicht besonnten Fenster ausgeführter Versuch bezeichnet.

Nr.	Versuch	Menge des in den ersten 24 Stunden sezernierten Wassers	Konzentration desselben	Nach 14 Tagen in 24 Stunden sezernierte Flüssigkeit	Konzentration derselben
a	I	1,735 g	0,45 %	0,582 g	0,19 %
	II	0,914 „	0,39 „	0,387 „	0,23 „
b	I	1,322 g	0,41 %	0,841 g	0,28 %
	II	1,418 „	0,48 „	0,803 „	0,29 „
c	I	0,877 g	0,36 %	0,589 g	0,29 %
	II	1,523 „	0,40 „	1,202 „	0,33 „

Also die Abnahme betrug in den Versuchen a 65,7 % bezw. 58,2 % der anfänglichen Sekretmenge. Bei b waren die Zahlen 36,4 % bezw. 43,4 % und bei c 32,8 % bezw. 21,1 %. Setzt man

die anfängliche Sekretkonzentration = 100, so betrugen sie bei Versuchsschluß bei a = 42,2 bezw. 59,0; bei b = 68,4 bezw. 60,4; bei c = 80,6 bezw. 82,5.

Ferner spricht für eine wesentliche Rolle der organischen Stoffe bei der Sekretion der Umstand, daß Blätter von sonst gesunden und kräftig wachsenden Zimmerpflanzen im Winter unter gleichen Feuchtigkeitsverhältnissen stets ganz auffallend langsamer und um ein mehrfaches spärlicher sezernieren. Auffällig und mir nicht ganz erklärlich ist der in viel höherem Maße hemmende Einfluß der Konzentration der Außenlösung auf die Sekretion. Eine nur 3proz. Dextroselösung z. B., die auf Sommerblätter kaum merklichen Einfluß hat, kann die Sekretion der Winterblätter auf den 6. bis 7. Teil gegenüber der in reinem Wasser herabdrücken. Dabei sind die osmotischen Drucke im Blatt fast genau dieselben wie im Sommer, und zwar überaus hoch (Abschnitt III B a). Es ist also zuzugeben, daß die Zusammenhänge viel komplizierter sein können. Auch darf nicht verschwiegen werden, daß es mir häufig nicht gelingen wollte, die Ausscheidungsenergie durch vorherige Ernährung der Blattstücke mit Hilfe von Zuckerlösungen wesentlich zu erhöhen, obwohl diese, wie die reichliche Speicherung von Stärke zeigte, aufgenommen wurden. Übrigens fehlen im Sekret organische Stoffe nie ganz.

Weitere Beiträge zur Kenntnis der Wassersekretion von Belang vermag ich nicht zu liefern. Das Objekt ist dafür aus mehreren Gründen ungeeignet. Insbesondere ist es mir auch nicht möglich, etwas Sicheres über die osmotischen Druckverhältnisse in den Drüsenzellen auszusagen. Die Sekretionszellen sah ich auch in stärksten Zuckerlösungen nie deutlich plasmolysiert, nachdem ich mich anfangs öfter hatte täuschen lassen; dagegen lassen sich die Nebenzellen mit Zucker und den meisten Salzen deutlich plasmolysieren, wenngleich auch hier eine auch nur annähernd genaue Druckbestimmung nicht möglich war.

b) Die Salzausscheidung.

Lag es nicht in meiner Absicht und, wie ich glauben möchte, auch vorläufig an unserem Objekt nicht im Bereich der Möglichkeit, etwas Sicheres über die Mechanik der Wasserabgabe festzustellen, so war es um so mehr ein Hauptzweck meiner Untersuchungen, näheres über die Salzsekretion zu ermitteln, über welche

wir bisher noch für keine Pflanze Zuverlässiges wissen. Das ist eine um so bedauerlichere Lücke unserer Kenntnisse, als hier nicht nur rein physiologische, sondern auch wichtige biologisch-ökologische Probleme in Frage kommen.

Betrachten wir zunächst einmal das Sekret, wie es von gewöhnlichen Freilandpflanzen, d. h. solchen, die in gewöhnlichem Gartenland ohne besondere Salzzufuhr wuchsen, abgegeben wird, so unterscheidet es sich nicht weiter von den Sekreten, deren Zusammensetzung von anderen Pflanzen bekannt geworden ist. So gibt z. B. Lepeschkin in seiner Arbeit an, daß die Konzentration der von *Phaseolus* ausgeschiedenen Flüssigkeit 0,4 %, bei *Abutilon* 0,5 %, bei *Nicotiana* 0,1 %, bei *Polypodium* 0,2 %, bei *Camelina* 0,5 % und ebensoviel bei *Lathyrus* betrage. Die festen Stoffe bestehen indessen nach dem genannten Autor hier wesentlich aus verschiedenen anorganischen Verbindungen, organische wurden nur bei *Lathyrus odoratus*, *Vicia sativa* und *Polypodium aureum* gefunden. An ihnen ist aber das Sekret der untersuchten *Statice*-Arten reich, es enthält davon etwa 25—40 % des festen Rückstandes. Diese und die übrigen wichtigeren Tatsachen wurden schon oben besprochen und gewürdigt. Nachgetragen sei nur noch, daß das Sekret stets deutlich alkalisch reagiert. Es rötet nicht nur Phenolphthaleinlösung, sondern bläut auch deutlich rotes Lackmuspapier. Ganz regelmäßig unter den Sekretstoffen kommt Kalziumkarbonat vor, das sich dann häufig an den Außenseiten der Drüsen in der Natur vorfindet, und ihnen meist, z. B. bei Solereder, den sehr unpassenden Namen „Kalkdrüsen“ eingetragen hat. In Wahrheit tritt es nur deshalb so in Erscheinung, weil die übrigen leichter löslichen Sekretstoffe durch Regen weggewaschen werden. Von den Verhältnissen bei unserer einheimischen, nicht halophilen *Armeria vulgaris* wird später die Rede sein (Abschnitt III B b).

Bei Zufuhr von Natriumchlorid und auf salzhaltigen Standorten ist nun das Sekret aller von mir daraufhin untersuchten *Statice*-Arten reich an diesem Salz. An gut mit Wasser versorgten Pflanzen oder auch einzeln in Lösungen stehenden Blättern sieht man häufig die Salzmassen aus den Drüsen an die freie Luft direkt hervortreten, und allmählich zu mehr oder weniger langen Salzfäden emporwachsen, so daß man schon durch das Augenmaß bei *St. Gmelini* einen imponierenden Eindruck von der Ausscheidungsenergie erhält. In feuchter Atmosphäre zeigen sich dagegen nur tropfbar flüssige Ausscheidungen.

Schtscherbak hat in seiner schon erwähnten kleinen Mitteilung diesen Eindruck geschildert und gezeigt, daß auch alle möglichen anderen Salze in den Drüsen zur Abscheidung gelangen, wenn man Blätter in die betreffenden Lösungen stellt. Ich habe keine systematische Prüfung vorgenommen, welche Salze sezerniert werden und welche etwa nicht. Bei einer kursorischen Durchmusterung ergab sich, daß alle geprüften Kalium- und Natriumsalze mit anorganischen Säuren, außer den Ferro- und Ferricyaniden, auch die sekundären und primären Phosphate ausgeschieden werden. Ebenso werden Kalzium-, Baryum-, Strontium- und Magnesiumsalze sezerniert. Ammoniaksalze wirken, wie schon Schtscherbak feststellte, in höheren Konzentrationen ziemlich schädlich, werden aber auch ausgeschieden, kurz wohl alle Stoffe, für die das Plasma des Blattgewebes irgendwie permeabel ist. Von organischen Verbindungen, deren Abscheidung er beobachtete, gibt derselbe Verfasser Mannit, Asparagin, Harnstoff und Inulin an. Bezüglich des letztgenannten Stoffes liegt indessen zweifellos ein Irrtum vor. Ich habe an anderer Stelle[1]) gezeigt, daß Inulin wegen seiner hochkolloiden Natur überhaupt nicht durch lebende Protoplasten diosmiert und also als solcher gar nicht wanderungsfähig ist. In der Tat wird er denn auch von den Plumbagineendrüsen niemals ausgeschieden. Dies gilt auch im allgemeinen von den Zuckerarten. Bei Versuchen mit organischen Salzen macht sich meist deren von der neutralen zu stark abweichende Reaktion schädigend bemerkbar.

Angesichts dieser hohen Fähigkeit der Salzausscheidung schien mir, wenn irgendwo, so an diesem Objekt die Prüfung der wichtigen Frage dankenswert, ob auch bei der pflanzlichen Salzsekretion aktive osmotische Arbeit geleistet wird.

Für die Drüsentätigkeit des tierischen Körpers ist man bekanntlich längst zu dem Ergebnis gekommen, daß „die osmotische Arbeit ein generelles und hervorstechendes Merkmal[2]) derselben darstellt". Das leuchtet z. B. am menschlichen Harn, sofern er sich gegen Blutserum als hypertonisch erweist, ohne weiteres ein. Aber auch für die anderen tierischen Drüsen, deren Sekret im

---

1) Weitere Beiträge zur Kolloidchemie und physikalischen Chemie der Zelle." (Jahrb. f. wiss. Bot., LIV, 1914, S. 391.)

2) R. Höber, „Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe" (3. Aufl., Leipzig 1911, S. 536).

Verhältnis zum Serum iso- oder gar nur hypotonisch ist, folgt schon aus der quantitativen Zusammensetzung desselben an löslichen Blutbestandteilen, daß auch bei der Herstellung der blutiso- und hypotonischen Sekrete „an jedem einzelnen Bestandteil des Blutes eine bestimmte osmotische Arbeit vollzogen wird".

Zur Entscheidung unserer Frage ist es natürlich nötig, das Sekret möglichst in gewissen Intervallen auf seine Zusammensetzung hin zu untersuchen, und es in dieser Richtung mit der dargebotenen Lösung einerseits und dem Gehalt der Blattzellen an dem fraglichen Salz andererseits zu vergleichen.

Dabei treten nun der anscheinend einfachen Lösung unseres Problems verschiedene recht erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Die eine besteht in der Notwendigkeit, sich jedesmal möglichst auf ein einziges Blatt zu beschränken; denn je größer das Versuchsobjekt gewählt wird, desto größer wird die Fehlerquelle, die sich aus der stets etwas ungleichen Konzentration des fraglichen Salzes in der Pflanze ergeben würde. Es steht deshalb immer nur außerordentlich wenig Sekret zur Verfügung, dessen Menge infolge der relativen Langsamkeit der Ausscheidung noch geringer wird und dadurch, daß es sich oft als notwendig erweist, dasselbe Blatt in möglichst kurzen Zwischenräumen wiederholt zu untersuchen.

Infolgedessen würde übrigens die zur Untersuchung vorhandene Sekretmenge selbst dann noch überaus gering sein, wenn man unter Vernachlässigung der oben genannten Fehlerquelle jedesmal eine ganze Pflanze in den Versuch einbeziehen wollte. Diese Schwierigkeit, die sich bei der Untersuchung aller derartigen pflanzlichen Sekrete geltend macht, mag es wohl in erster Linie verschuldet haben, daß unser Problem bisher ungelöst blieb, während die Tierphysiologie sich so häufig und erfolgreich damit beschäftigt hat.

So ist denn also z. B., wenn man, wie ich es meist tat, mit Chloriden arbeitet, eine einfache Vergleichung von Blatt und Sekret auf den Chloridgehalt nicht durchführbar. Vielmehr führte mich ein anderer Weg zum Ziel. Ich untersuchte das Blatt auf Chloride und verglich dann lediglich den osmotischen Wert dieser Lösung mit demjenigen des Sekrets, nachdem ich mich durch einige Vorversuche davon überzeugt hatte, welchen Anteil bei derartigen Versuchen die übrigen Stoffe an der Zusammensetzung des Sekrets nehmen.

Analytische Methoden: Die auf ihren Gehalt an Chloriden zu untersuchenden Pflanzenteile wurden zunächst im Toluolschränkchen

bei 104—105° C getrocknet, das Trockengewicht bestimmt, darauf die Substanz pulverisiert, nochmals nachgetrocknet und dann im Platintiegel vorsichtig verkohlt, bis alle auffällig riechenden Gase ruhig entwichen sind. Die Kohle, mit dem Platinspatel zerdrückt und mehrfach mit kochendem Wasser ausgezogen, gibt eine farblose Lösung, nach deren Abfiltrieren das Filter samt dem Rückstande zu veraschen ist. Die Asche enthielt regelmäßig nur so geringe Chloridspuren, daß meist nur die Ausziehung der Kohle durchgeführt wurde. Ein aliquoter Teil der abgemessenen neutralen Lösung wurde dann mit n/20 Silbernitratlösung und Kaliumchromat als Indikator titriert. Es ist dies bekanntlich eine der genauesten maßanalytischen Methoden der Chemie, so daß nach irgend einer anderen, noch umständlicheren, etwa der gewichtsanalytischen, kein sachliches Bedürfnis vorlag. Die gefundene Chloridmenge wurde dann in Chlornatrium umgerechnet und meist in Prozenten des gefundenen Wassergehaltes ausgedrückt. Falls Sekret in größerer Menge zur Verfügung stand, konnte dies direkt titriert werden. Alle Rechnungen wurden mit einem Präzisionsrechenstab durchgeführt.

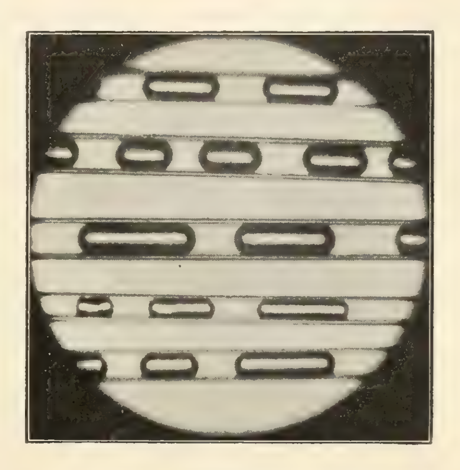


Fig. 13.
Kapillaren zur Dampfdruckvergleichung.
Vergr. 9.

Für die Beurteilung und Messung der Sekretkonzentration erwies sich nun von unschätzbarem Wert und als unentbehrlich die leider noch so wenig bekannte Bargersche Methode, bei der nur ganz geringe Sekretmengen gebraucht werden[1]). Diese schöne Methode beruht auf der Erscheinung der molekularen Dampfdruckerniedrigung der Lösungen. Bezüglich der Einzelheiten sei auf die angeführte Arbeit Bargers verwiesen und hier nur soviel bemerkt, daß das Sekret in Kapillaren aufgefangen und, durch Luftblasen unterbrochen, abwechselnd mit Lösungen von bekanntem molarem Gehalt in Nachbarschaft gebracht wird (Fig. 13). Ver-

1) Transact. Chem. Soc., LXXXV, 1906, S. 287.

schließt man dann die Kapillaren luft- und wasserdicht und bringt sie in Wasser zur Bewahrung einer möglichst gleichmäßigen Temperatur, so bewegt sich der Dampf von Orten größerer zu solchen geringerer Tension, was mikrometrisch verfolgt werden muß. Es ist so möglich, indem man verschiedene Vergleichslösungen der Reihe nach verwendet, die gesuchte molare Konzentration selbst für nicht dissoziierende Stoffe bequem bis zu einer Genauigkeit von 0,01 GM pro Liter festzustellen. Barger empfiehlt seine Methode zur Ermittelung von unbekannten Molekulargewichten löslicher Stoffe; daß sie auch für unseren Zweck die besten Dienste leistet, wird das Folgende ergeben.

Da bei Versuchen mit ganzen Blättern, die etwa mit dem unteren Ende in die Salzlösung tauchen, wie erwähnt, die Gefahr einer ungleichen Konzentration des Gewebssaftes eine zu große Rolle spielt, so brachte ich meist $^1/_2$ bis 1 qcm große Blattstücke in größerer Menge mit der morphologischen Oberseite nach unten auf die Lösungen, wobei nun durch die Schnittränder eine ausgiebige Salzaufnahme stattfinden konnte. Geschieht dies in einer flachen Schale, die mit einem eingefetteten Deckel verschlossen ist, so ist somit auch eine viel gleichmäßiger feuchte Atmosphäre hergestellt, in welcher die Sekretion stattfinden kann, als dies bei Versuchen mit ganzen Blättern der Fall sein könnte.

Daß die Salze, welche nunmehr im Sekret der Drüsen der Blattunterseite auftreten, nicht etwa ganz oder auch nur teilweise durch allmähliche Diffusion im Imbibitionswasser der Blattmembranen aus der Außenlösung in das Sekret, etwa von den Schnitträndern aus, hineingelangt sein können, ergibt sich schon aus dem Bau der Drüsen. Wie z. B. die Fig. 2, 3 und 10 erkennen lassen, stoßen die Membranen der Sammelzellen *(z)* überall auf kutisierte Stellen der Grenzkappe der Drüse *(g)*, berühren also nirgends die unkutisierten Durchlaßstellen. Auch von den benachbarten Epidermiszellen ist die Drüse, wie oben beschrieben wurde und die Figuren zeigen, durch eine derbe kutisierte Lamelle geschieden.

Daß diese kutisierten Schichten in der Tat im angezeigten Sinne wirken, lehrt folgender einfacher Versuch: Verwendet man als Versuchsflüssigkeit Ferrocyankaliumlösungen (etwa $^1/_2$proz., aber auch 1proz. und wohl auch noch stärkere Lösungen werden tagelang ohne sichtlichen Schaden ertragen, wie die unverminderte Sekretion zeigt), so fehlt im Sekret, das bei Darbietungen dieser Lösungen entsteht, im Gegensatz zu anderen Salzen das Ferro-

cyankalium völlig, wie mit Hilfe von Ferrichlorid nachzuweisen ist. Die Zellen sind für dieses Salz tatsächlich impermeabel, und es vermag, wie das dauernde Ausbleiben der Berlinerblau-Reaktion beweist, auch nicht auf dem Wege durch das Imbibitionswasser der Membranen in das Sekret zu gelangen. Schnitte durch derartige Blattstücke, die man in Ferrisalzlösungen legt, zeigen unter dem Mikroskop, daß der blaue Niederschlag in den Membranen vor den Drüsen Halt macht, obwohl die Diffusion durch die Leitbündel noch erleichtert wird. Dagegen ändert sich die Sache sofort, wenn man mit toten Blattstücken arbeitet. In diesen vermag das Blutlaugensalz rasch durch Vermittelung der Zellumina, Durchlaßstellen und Drüsenporen bis nach außen vorzudringen. Wir dürfen also mit Sicherheit schließen, daß alles Salz, das wir im Sekret vorfinden, auch wirklich auf die sekretorische Tätigkeit der Drüsen zurückzuführen ist.

Es wurde nun schon oben die Bedeutung der Feuchtigkeitsverhältnisse der Atmosphäre berührt, in welche hinein die Sekretion erfolgt. Es ist klar, daß hiervon die gefundene Konzentration des Sekrets mehr oder weniger abhängen muß, und zwar um so mehr, je langsamer jene erfolgt. Daß z. B. unter einer größeren Glasglocke eine Konzentrierung des Sekretes durch Abgabe von Wasserdampf an die Luft stattfinden könnte, leuchtet ja unmittelbar ein. Andererseits könnte aber auch unter Umständen eine Verdünnung desselben erfolgen, wenn die Sekretion in einem kleinen abgeschlossenen Raum stattfindet, welcher mit Wasserdampf von der normalen Tension erfüllt ist, allgemeiner, wenn bei Sättigung der Atmosphäre der Dampfdruck der Lösung, auf welcher die Blattstücke sezernieren, niedriger als der des Sekrets ist.

Abgesehen also von der Geringfügigkeit der absoluten, in angemessenen Zeiträumen und mit sachgemäß begrenztem Material gewinnbaren Sekretmenge, die, wie wir sahen, eine besondere Methodik erfordert, liegt die Hauptschwierigkeit in diesen Tensionsverhältnissen und ihrer Einwirkung auf das Sekret, wenn man dessen wahre Konzentration ermitteln will.

Von welcher Bedeutung gerade diese Umstände sind, lehrt jeder „blinde" Versuch. Wenn man z. B. statt der Blattstücke paraffinierte Papierstückchen auf die Oberfläche irgendwelcher Salzlösungen legt und mit dem Zerstäuber kleine Tropfen einer schwächeren oder stärkeren Lösung auf die Papierstücke bringt,

und nach Verlauf von mehreren Stunden die Tropfen nach der Bargerschen Methode prüft, so sieht man, daß die Konzentration derselben sich im Sinne einer Annäherung an diejenige der Grundlösung verändert hat, also gesunken bezw. gestiegen ist. War der ursprüngliche Unterschied zwischen beiden groß genug, so kann man dies schon äußerlich an einer entsprechenden Volumveränderung der Tropfen erkennen.

Da dies letztere indessen im physiologischen Versuch mit dem lebenden Material fortfällt, so erscheint es zunächst ziemlich schwierig, der Dinge Herr zu werden. Nach vielen zweifelhaften und vergeblichen Versuchen gelangte ich zu folgender grundsätzlicher Versuchsanordnung: Ich verwendete möglichst niedrige, mit der Lösung („Grundlösung") fast bis nahe an den mit Fett gut verschlossenen Deckel gefüllte Glasschalen, so daß der der jedesmaligen Konzentration entsprechende Sättigungsdruck bald, ev. durch Evakuieren beschleunigt, erreicht wurde. Wurde beim Versuch die Temperatur möglichst gleichmäßig gehalten, also eine Wasserdampfabgabe der Tropfen infolge Taubildung und Wiederverdunstung durch Erwärmung vermieden, so war ein ungestörter Ausgleich der Konzentrationen begünstigt. Da dieser aber innerhalb der Versuchszeit (etwa 3—14 Stunden) nie bis zu einem völligen Gleichgewicht führt, so ist durch einen Vergleich der Sekrettropfen und der Grundlösung nach Schluß des Versuchs nach der Kapillarmethode stets mit Sicherheit zu entscheiden, ob die ersteren einen Konzentrationszuwachs oder -verlust erfahren hatten, d. h. verdünnter oder konzentrierter als diese erscheinen. Führt man nun dies gleichzeitig mit verschieden abgestuften Lösungen durch, so gelangt man mit Notwendigkeit zu der wahren Konzentration, indem überall dieselbe zwischen derjenigen niedrigsten Konzentration der Grundlösung zu suchen ist, gegen welche das Sekret die niedrigere Dampfspannung, und derjenigen höchsten, gegen die es noch eben die höhere hat.

Etwas verwickelter wird die Sache nun allerdings noch dadurch, daß die Versuchszeit nicht zu knapp bemessen werden darf, damit man nicht mit gar zu kleinen Sekrettropfen zu arbeiten braucht. Dies spielt vor allem bei höheren Konzentrationen der Grundlösungen eine Rolle, weil auf ihnen die Sekretion wegen der osmotischen Erschwerung der Wasseraufnahme mehr oder weniger wesentlich verlangsamt wird. Deshalb findet inzwischen eine

weitere Salzaufnahme durch die Blätter statt, die noch zu berücksichtigen ist.

Ich will auf die zahlreichen Irrwege, die ich zunächst einschlug, gar nicht eingehen, sondern in Kürze einige der wichtigsten, nach den eben dargestellten Gesichtspunkten durchgeführten Versuche beschreiben, wie sie sich nach längerer Erfahrung als zweckmäßig erwiesen hatten.

Quadratische, $^1/_2$—1 qcm große Blattstücke von gewöhnlichen Freilandpflanzen wurden auf eine 3proz. Natriumchloridlösung in der beschriebenen Weise übertragen und verblieben auf dieser in einer großen gewöhnlichen Doppelschale 36 Stunden. Die Stücke sezernierten reichlich und wiesen nach kurzem Abspülen in destilliertem Wasser und sorgfältigem Abtrocknen schließlich eine Innenkonzentration von 1,14 % NaCl (= 2,83 % der Trockensubstanz) auf. Während der Chloridbestimmung, die etwa 7 Stunden in Anspruch genommen hatte, hatte sich, wie an einer zweiten Probe festgestellt wurde, der Chloridgehalt infolge sehr lebhaft gewordener Sekretion nur auf 1,18 % (= 2,95 % der Trockensubstanz) erhöht. Gleichzeitig mit der Inangriffnahme dieser letzteren Bestimmung waren die übrigen Blattstücke auf 1proz., 1,25proz., 1,50proz., 1,75proz. und 2,0proz. NaCl-Lösungen je in einem niedrigen, mit eingefettetem Deckel gut verschlossenen Schälchen verteilt worden. Die Deckel waren innen mit der gleichen Lösung übersprüht worden. Nach Ablauf von weiteren 15 Stunden wurden die Sekrete, die auf diesen Lösungen gebildet worden waren, kapillar aufgefangen, abwechselnd mit ihren Grundlösungen, die zur bequemeren Unterscheidung mit Eosin schwach gefärbt worden waren. Ein Beispiel für die kapillaren Messungen gibt die folgende Tabelle:

	Längen der Flüssigkeitssäulen in Teilstrichen des Mikrometers								
	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret	Lösung
Grundlösung 1,50 proz. . . .	16,4	24,3	18,9	13,7	20,4	16,8	22,5	19,0	21,2
Nach 24 Stunden . .	15,8	25,2	18,1	14,9	18,4	18,4	21,0	18,3	21,0
Grundlösung 2,0 proz.	14,0	27,9	21,8	16,2	30,5	23,6	17,9	20,6	24,1
Nach 24 Stunden . .	16,8	25,2	22,8	15,5	31,7	22,0	19,1	19,3	25,9

Es ergab sich also, daß das auf der 1,50 proz. Lösung ausgeschiedene Sekret wesentlich konzentrierter, das auf der 2,0 proz. Lösung gebildete dagegen schwächer als die entsprechende Grundlösung war.

In dieser Weise wurde schließlich gefunden, daß die auf der 1,75 proz. Lösung sezernierte Flüssigkeit mit der Grundlösung ungefähr isotonisch war, die Zahlen waren hier folgende:

	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret	Lösung	Sekret
Grundlösung 1,75 proz. . .	19,0	21,7	24,7	18,5	21,7	15,7	25,7	16,8	23,7	14,0
Nach 24 Stunden . .	19,3	21,6	24,5	18,3	21,5	15,9	25,7	17,0	23,9	14,1

Unmittelbar nach dem Auffangen der Sekrete in den Kapillaren waren sämtliche Blattstückchen aus den Lösungen entnommen, kurz in destilliertem Wasser abgespült und mit Fließpapier sorgfältig abgetrocknet worden. Ihre darauffolgende chemische Untersuchung ergab, je nach den Lösungen, auf denen die Blattstücke geweilt hatten:

Lösung von % NaCl	Gehalt des Gewebssaftes an % NaCl	Gehalt in % NaCl der Trockensubstanz
a) 1,00	0,55	1,25
b) 1,25	0,87	2,25
c) 1,50	1,43	2,64
d) 1,75	1,56	4,21
e) 2,00	1,61	4,24

Die Tabelle zeigt also zunächst, daß die Konzentration des Natriumchlorids in der 1,0 proz. und in der 1,25 proz. Lösung gegen die anfängliche von 1,18 % beträchtlich gesunken ist, eine Tatsache, die an einer späteren Stelle erläutert und durch weitere Versuche demonstriert werden soll.

In diesem Zusammenhange interessieren uns aber vor allem folgende Tatsachen: Auf der 1,50 proz. Lösung haben die Blattstücke schließlich eine Innenkonzentration von 1,43 % NaCl angenommen, und das von ihnen abgegebene Sekret ist, wie die oben erwähnten Kapillarversuche ergeben hatten, gegen eine 1,50 proz. NaCl-Lösung hypertonisch gewesen. Die nächste Serie von Blatt-

stücken, die auf 1,75 % NaCl verweilt hatten, hatten ein Sekret abgegeben, das mit 1,75 % NaCl etwa isotonisch war, und dabei eine Innenkonzentration von 1,56 % NaCl erreicht. Dagegen haben die Stücke, welche auf 2,00 % NaCl sezerniert und eine Innenkonzentration von 1,61 % NaCl erreicht haben, ein Sekret abgegeben, das gegen 2,00 % NaCl hypotonisch war.

Bei Berücksichtigung dessen, was ich oben über die Beeinflussung der Sekrete durch die Wasserdampftension der feuchten Räume, in denen die Ausscheidungen vor sich gehen, gesagt habe, ist es nun nicht schwer, aus den mitgeteilten Versuchszahlen die Schlüsse über die wahre Konzentration der Sekrete zu ziehen.

Fassen wir zunächst nur die soeben erwähnten NaCl-Lösungen ins Auge, so übertrifft der osmotische Wert des Sekretes die in ihnen schließlich erreichte Innenkonzentration dieses Salzes um eine mit etwa 0,20 % NaCl isosmotische Größe, wie sich auch aus allen analogen späteren Versuchen ergab. Deshalb hatte sich das Sekret auf 1,50 % NaCl hyper-, das auf 1,75 % NaCl iso- und das auf 2,00 % NaCl hypotonisch in den Kapillarversuchen gegen die Grundlösung erwiesen.

Es fragt sich nun zunächst, ob dieses so festgestellte osmotische Übergewicht des Sekretes über die zuletzt im Blattgewebe erreichte Innenkonzentration an NaCl sich auf dieses Salz bezieht oder einem oder mehreren der regelmäßig im normalen Sekret vorkommenden Stoffe zu danken ist.

Um dies festzustellen, war gleichzeitig mit dem oben beschriebenen Versuch in derselben Weise eine größere Menge von Blattstücken desselben Versuches u. a. auf 1,75 % NaCl übertragen worden. Das Sekret, 2,15 ccm, wurde gesammelt und auf Natriumchlorid titriert. Es ergab sich ein Gehalt von 1,65 %, also etwas mehr als im Blatt (1,56 %) gefunden war. Doch ist dieser Mehrgehalt von 0,09 % NaCl auf Rechnung der unvermeidlichen Fehlerquellen zu setzen. Zunächst schwankt nämlich der Wassergehalt der Blattstücke ein wenig, so daß sich die auf diesen berechneten Konzentrationen dadurch öfter etwas verschieben. Dann aber, und das ist hier wichtiger, ist eine geringe Konzentrierung der ausgeschiedenen Flüssigkeiten beim Sammeln mit Kapillarpipetten zum Zweck der chemischen Untersuchung, also in größerer Menge, unvermeidlich, selbst bei möglichst vorsichtigem und raschem Arbeiten, und auch dann, wie es bei solchen Versuchen stets geschah, wenn man die Stücke auf möglichst viele kleinere Schalen verteilt, so

daß jede einzelne beim Pipettieren nicht so lange geöffnet zu werden braucht. Um über die Größe dieses Fehlers einen Anhalt zu gewinnen, stellte ich mehrere blinde Versuche mit gleich konzentrierten NaCl-Lösungen auf paraffinierten Papierstückchen an, die eine Konzentrierung von etwa 0,05—0,10 % ergaben.

Wir dürfen also schließen, daß das osmotische Übergewicht des Sekretes über die NaCl-Innenlösung auf Rechnung der übrigen stets im Sekret enthaltenen Stoffe fällt.

Es ergibt sich also aus diesen Versuchen der sogleich noch näher zu erläuternde und durch weitere Versuche zu stützende, wichtige Schluß, daß das Natriumchlorid von den Drüsen mindestens in derselben Konzentration abgegeben wird, wie es in den Zellen des Blattes vorhanden ist, und wenn noch ein Zweifel bestehen könnte, so wäre es höchstens der, ob es nicht in noch etwas höherer Konzentration abgeschieden wird, wobei es sich allerdings nur um ein recht unbedeutendes Übergewicht handeln könnte.

Dieser letztgenannte Punkt würde sich also auf die Frage beziehen, ob nicht doch hinsichtlich des Natriumchlorids eine gewisse Konzentrierungsarbeit durch die Drüsen geleistet wird. Dieser Gedanke hatte mich nach meinen ersten Versuchen und Erfahrungen meist geleitet, und nur mit einem gewissen Widerstreben habe ich ihn schließlich auf Grund zwingender Versuchsergebnisse aufgegeben. Es zeigte sich dann, wie in einem späteren Kapitel auszuführen sein wird, daß die fraglose biologisch-ökologische Bedeutung der Drüsen durch ihre Fähigkeit, Chloride in der innerhalb der Blattzellen vorhandenen Konzentration nach außen abzuscheiden, vollauf erklärt wird.

Immerhin wollen wir, bevor ich weitere Versuche mitteile, noch einen Augenblick bei der obigen Frage verweilen. Da fällt zunächst vor allem auf, daß die Sekrete ein osmotisches Übergewicht noch über die auf den betreffenden Natriumchlorid-Lösungen erreichten höchsten Endkonzentrationen zeigten, mit denen sie allein nach der Dampfdruckmethode verglichen wurden. Der Schluß liegt also nahe, daß sie gegen die anfängliche Innenkonzentration (= 1,14 % NaCl), und selbst gegen einen aus dieser Anfangs- und der schließlichen Endkonzentration berechneten Mittelwert stark hypertonisch gewesen sein müsse, auch wenn man nur das Natriumchlorid ins Auge faßt.

Dies Verhältnisse können, wie öfter betont, nur unter steter Berücksichtigung der Tensionsverhältnisse im Sekretionsraum richtig verstanden werden. Und da hat sich auf Grund aller, z. T. unten noch mitzuteilender Versuche folgendes Bild der fraglichen Vorgänge ergeben: Wenn man, wie in unserem Falle, Blattstücke mit einer Innenkonzentration von 1,18 % NaCl auf eine 1,75proz. Lösung desselben Salzes in der beschriebenen Weise legt, so wird zunächst eine ungefähr 1,18proz. NaCl-Lösung ausgeschieden; die naturgemäß zunächst äußerst geringen Mengen Sekret erfahren nun, gleichsam in statu nascendi, sogleich eine Konzentrierung infolge des niedrigeren Dampfdruckes der 1,75proz. Grundlösung, welche natürlich die gesamten Tensionsverhältnisse der Schale beherrscht. Inzwischen steigt nun durch weitere Aufnahme die NaCl-Konzentration in den lebenden Objekten, und demgemäß auch die Konzentration des Sekretes. Infolge des fortdauernden Ausgleiches zwischen diesem und der Grundlösung, solange deren Dampftension ungleich ist, findet man bei der Untersuchung in den Kapillaren die Sekretkonzentration zu hoch, solange es schwächer war als die Grundlösung, und zu schwach, sobald es höhere Konzentration als diese erreichte.

In unserem Beispiel wird also zunächst die Sekretkonzentration durch die Wirkung des Tensionsausgleichs und das Ansteigen der Innenkonzentration in den Geweben allmählich sich auf den Wert 1,75 % NaCl erhöhen und ihn schließlich durch weitere NaCl-Aufnahme übertreffen. Zur Zeit des Auffangens des Sekretes für die Kapillaruntersuchung war, wie angegeben, eine Innenkonzentration von 1,56 % NaCl erreicht worden.

Gleichzeitig aber ist das Sekret mit der 1,75proz. Außenlösung als ungefähr isotonisch befunden worden. Wie die weiter unten noch anzuführenden, bereits mehrfach erwähnten blinden Versuche nun lehrten, handelt es sich in solchem Falle fast stets um eine wahre, nicht nur sekundär durch Spannungsausgleich mit der Grundlösung hervorgerufene Isotonie, da unter den Versuchsbedingungen und bei der hohen Empfindlichkeit der Barger-schen Methode ein völliger Ausgleich nicht zustande kommt. Charakteristisch für die Isotonie ist auch, daß bei einem Teil der Drüsen desselben Materials das Sekret hyper-, bei anderen hypotonisch reagiert. Solche Ungleichheiten bestehen stets auch in einem und demselben Blattfragment, indem die dem Schnittrande nahegelegenen Drüsen entsprechend der dortigen etwas

höheren Gewebssaftkonzentration auch ein etwas stärkeres Sekret abgeben.

Liegt also bei Innehaltung unserer Versuchsbedingungen der osmotische Wert des Sekretes höher als der der Grundlösung, so ist dies nicht nur vorgetäuscht, da ja nur ein Ausgleich im entgegengesetzten Sinne stattgefunden hat, und vice versa gilt dies auch von der Hypotonie des Sekrets gegen die Grundlösung; in beiden Fällen findet man den Unterschied gegenüber der letzteren eben infolge dieser nur wegen der beschränkten Versuchsdauer nicht beendeten Ausgleichung zu gering.

Daß nun die auf der 1,75proz. Lösung festgestellte Isotonie des Sekretes wirklich in hoher Annäherung den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, d. h. daß der wahre osmotische Wert des Sekretes in diesem Fall nicht etwa noch wesentlich höher oder tiefer liegt, zeigen nun die übrigen, und eben zu diesem Zweck gleichzeitig mit demselben Ausgangsmaterial, aber anderen Konzentrationen der Außenlösung angestellten sekretorischen Parallelversuche, wegen deren ich meine Methode kurz als „Differenzmethode" bezeichnen möchte. So hatte (vgl. die Tabelle S. 444) dasselbe Ausgangsmaterial auf 1,50 % NaCl in der gleichen Versuchszeit nur eine Innenkonzentration von 1,43 % erreicht, die sich gegen die Außenlösung beim kapillaren Tensionsversuch als hypertonisch erwiesen hatte. Das osmotische Übergewicht des Sekretes gegen die Innenkonzentration muß also mehr als 0,07 % NaCl betragen und, wie die Hypotonie des auf 2,00 % NaCl bei 1,61 % Innenkonzentration entstandenen Sekretes beweist, weniger als 0,39 % NaCl.

Innerhalb dieser Grenzen liegt also der osmotische Überwert des Sekretes gegen die Innenlösung und zwar, wie zahlreiche andere Versuche und auch der erwähnte Versuch mit einer 1,75proz. Lösung lehrten, genauer etwa zwischen einer mit 0,1—0,3 % NaCl isosmotischen Größe. Oben wurden nur prozentische Gewichtsbestimmungen an größeren Sekretmengen über deren Gehalt an festen Stoffen mitgeteilt. Hier sei nachgetragen, daß der nach der Bargerschen Methode bestimmte osmotische Wert des Sekretes gewöhnlicher Freilandpflanzen auf destill. Wasser in der Tat meist dem von 0,1—0,2 % NaCl isosmotisch ist, und daß somit der soeben erwähnte Überwert auf Rechnung der übrigen Sekretstoffe gesetzt werden darf.

Das Natriumchlorid, und das ist das wichtige Ergebnis dieser und der noch mitzuteilenden Versuche, wird also nicht unter

Leistung einer besonderen merklichen Konzentrationsarbeit, wie bei den genannten tierischen Drüsen, abgeschieden. Immerhin aber wird es in der höchsten Konzentration sezerniert, welche ohne eine solche besondere Arbeit denkbar ist, nämlich in derjenigen, in welcher das Salz überhaupt in den Zellen vorhanden ist. Es ist dies ein Resultat, welches um so bemerkenswerter ist, als die Abscheidung ja, wie wir sahen, durch die Tätigkeit der lebenden Sekretionszellen der Drüsen erfolgt, also in Anbetracht der relativ sehr geringen Durchlässigkeit lebender Zellen für dieses Salz eine ganz besondere Anpassung der Drüsenzellen voraussetzt.

Bevor wir uns jedoch einer Betrachtung hierüber hingeben, wollen wir die aus dem obigen Differenzversuch gezogenen Schlüsse durch Mitteilung weiterer ähnlicher und auch sog. blinder Versuche stützen.

Zunächst sei ein weiterer Differenzversuch mitgeteilt, der in fast genau derselben Weise, nur mit etwas anderen Konzentrationen durchgeführt wurde.

Blattstücke derselben Größe wie im vorigen Versuch hatten durch 45stündiges Verweilen (in der gleichen Weise wie dort) auf einer 4proz. NaCl-Lösung eine Innenkonzentration von 1,76 % NaCl erreicht. Gleichzeitig mit der Inangriffnahme der Bestimmung dieser Innenkonzentration waren die Stücke nach kurzem Abwaschen und Abtrocknen in üblicher Weise auf verschieden starke NaCl-Lösungen verteilt worden, von denen ich hier nur a) eine 1,85proz., b) eine 2,00proz., c) eine 2,25proz. und d) eine 2,50proz. erwähne. Die Sekretionszeit auf diesen betrug 8 Stunden.

Die Resultate können wir unter Verweisung auf den vorigen Differenzversuch in folgender Weise tabellarisch zusammenfassen:

Grundlösung in % NaCl	Quotient Frischgewicht : Trockensubstanz	Gehalt des Gewebssaftes an NaCl	Gehalt an NaCl, bezogen auf Trockensubstanz	Sekret gegen Außenlösung (Tensionsversuche)
1,85	3,87	1,72 %	4,85 %	hypertonisch
2,00	3,80	1,99 „	5,56 „	„
2,25	3,72	2,09 „	5,76 „	isotonisch
2,50	3,66	2,28 „	6,21 „	hypotonisch

Also auch hier ganz dasselbe Resultat wie im ersten Versuch: Der osmotische Überwert des Sekretes gegen die schließlich er-

reichte Innenkonzentration an NaCl wurde zu etwa 0,16 % NaCl gefunden, und jedenfalls höher als 0,01 und niedriger als 0,22 % NaCl. In Wahrheit dürfte dieser Überwert allerdings etwas beträchtlicher sein, als durch Messung auf diese Weise feststellbar ist, da ja bis zuletzt während der Sekretion durch Tensionsausgleich eine gewisse Verdünnung des Sekretes stattgefunden hat.

Festzustellen, wie hoch etwa dieser unvermeidliche Fehler sich beläuft, schien mir erforderlich; ein Urteil darüber war nur auf empirischer Grundlage, und zwar leicht durch die schon mehrfach erwähnten „blinden“, d. h. rein physikalischen Versuche zu gewinnen. Paraffinierte kleine Papierstückchen wurden auf eine NaCl-Lösung gelegt und mit einem Zerstäuber von einer anderen NaCl-Lösung Tröpfchen von verschiedener Größe darüber gesprüht. Verwendet wurden die gleichen niedrigen, bis fast zum Rande mit der Lösung gefüllten und mit eingefettetem Deckel verschlossenen Schalen, wie sie für die Sekretionsversuche gedient hatten. Auch Versuchszeit und Temperaturverhältnisse waren genau dieselben. Nach Ablauf der Versuchszeit wurden die Tröpfchen in üblicher Weise abwechselnd mit Tröpfchen einer anderen NaCl-Lösung von bekanntem Gehalt in Kapillaren eingeschlossen, so daß in jeder Kapillare ein Vergleich mit einer anderen Lösung stattfand, und die gegenseitige Längenveränderung der Flüssigkeitssäulchen nach Ablauf von 24—48 Stunden mikrometrisch gemessen. Einige dieser Versuche seien im folgenden in aller Kürze tabellarisch zusammengefaßt.

Grundlösung %	Tropfen		Versuchszeit in Stunden	Endkonzentration der Tropfen
	Konzentration %	Größe		
3,00	1,50	groß	14	1,85 %
"	"	klein	"	2,35 "
1,50	3,00	groß	14	1,85 "
"	"	klein	"	2,40 "
2,00	1,50	groß	10	1,57 "
"	"	klein	"	1,85 "
1,50	2,00	groß	10	1,55 "
"	"	klein	"	1,88 "

Diese Angaben dürften bereits völlig genügen, um die einschlägigen Verhältnisse zu erläutern. Wir bemerken den bedeu-

tenden Einfluß der Tropfengröße auf die Geschwindigkeit des Tensionsausgleiches. Je kleiner die Tropfen, desto größer der Ausgleich der Konzentrationen. Als „klein“ sind in der Tabelle solche Tropfen bezeichnet, welche eben noch bequem sich mit einer Kapillare von etwa 0,4 – 0,5 mm lichtem Durchmesser auffangen ließen, während die „großen“ das durchschnittliche Volumen der Sekrettropfen nach Versuchsbeendigung besaßen. Die Ausgleichsgeschwindigkeit ist natürlich in erster Linie eine Funktion der Oberflächengröße der Tropfen im Verhältnis zu ihrem Volumen. Und diese spezifische Oberfläche wächst natürlich mit kleiner werdendem Volumen außerordentlich schnell an.

Für die natürlichen Verhältnisse beim Sekretionsversuch ist nun zu berücksichtigen, daß die Tropfen des Sekretes während der ersten 3 – 5 Stunden bei den verwendeten Konzentrationen von mit bloßem Auge kaum sichtbarer Kleinheit sind, so daß also während dieser Zeit, wo die Innenkonzentration der Gewebe langsam ansteigt, wohl ein völliger Ausgleich der Sekretkonzentration mit der Grundlösung durch den Dampf anzunehmen ist, so daß nunmehr unter schnellem Wachstum der Sekrettropfen und entsprechender sehr erheblicher Abnahme der Ausgleichsgeschwindigkeit diejenige Sekretkonzentration am Schluß zur Messung gelangt, welche in der Tat ohne größeren Fehler auf die zur selben Zeit erlangte Innenkonzentration der Gewebe an NaCl bezogen werden kann. Der kleine unvermeidliche Fehler, der durch diesen Schluß bedingt ist, würde darin bestehen, daß wir in Wahrheit die Leistung der Drüsen noch zu gering finden, so daß auf jeden Fall das Resultat gesichert erscheint, daß die Drüsen das Natriumchlorid in einer mit der Innenkonzentration gleichen Stärke ausscheiden.

Ich hatte zunächst versucht, statt diese ganze etwas komplizierte und jedenfalls sehr mühsame Versuchsanstellung zu verwenden, auf kürzerem und direkterem Wege zum Ziel zu kommen, d. h. die wahre Sekretkonzentration, unbeeinflußt durch die Tensionsverhältnisse der Grundlösung, festzustellen, indem ich die Blattstücke oder Blätter mit Vaseline überzog, so daß die Tropfen unter deren Decke gebildet wurden. Ich kam aber hiermit nicht zu dem gewünschten Resultat, da die Tropfen immer irgendwo die Decke durchbrechen, die man andererseits nicht gar zu dick nehmen darf wegen der Gefahr der Infiltration der Intercellularen. Auch darf die Vaseline an den Schnitträndern der Blattstückchen wegen der unbehinderten Wasseraufnahme, ohne die keine Sekretion statt-

findet, nicht anhaften, so daß auch von dort aus sich der Konzentrationsausgleich mit der Grundlösung vollziehen kann.

Andererseits genügt es auch nicht, wie jetzt verständlich sein wird, den ganzen Versuch auf die Sekretion auf einer einzigen Grundlösung zu beschränken. Denn in solchem Falle wären natürlich aus einer etwaigen Iso- oder schwachen Hypertonie des Sekretes gegen die Innenkonzentration gar keine Schlüsse bezüglich der wahren Sekretkonzentration zu ziehen, da die beobachtete durch irgendwelche unkontrollierbaren Ausgleichsvorgänge zustande gekommen sein könnte.

Es muß also jedesmal eine ganze Versuchsserie mit mehreren verschiedenen, entsprechend abgestuften Konzentrationen der Grundlösung durchgeführt werden und diese darf von derjenigen Konzentration, welche innerhalb der Gewebe in bezug auf Chlornatrium herrscht, und mehr noch der, welche dort nach Versuchsschluß erfahrungsgemäß zu erwarten ist, nicht zu verschieden sein, damit die störenden, auf Grund der verschiedenen Dampfspannungen Platz greifenden Ausgleichsvorgänge auf ein möglichst kleines Maß herabgedrückt werden.

Es dürfte unnötig sein, hier alle einschlägigen Versuche wiederzugeben, um so weniger als die Konzentrationen, bei denen sie durchgeführt wurden, von denen der beschriebenen Versuche nicht sehr abwichen. In der Tat sind die Grenzen der Konzentrationen, für welche man derartige Versuche durchführen kann, infolge äußerlicher Umstände ziemlich enge. Viel höher konzentrierte Grundlösungen sind deshalb nicht brauchbar, weil die Wasserzufuhr aus diesen zu langsam vonstatten geht, als daß noch genügend schnelle Sekretion dabei stattfinden könnte. Durch zu langsame Sekretion komplizieren sich aber die Versuchsbedingungen sehr erheblich, indem dann die Unterschiede zwischen der anfänglichen und der schließlichen Innenkonzentration allzugroß werden und was dergleichen Übelstände mehr sind, die nach den obigen Angaben ohne weiteres einleuchten dürften. Infolgedessen bin ich nicht in der Lage gewesen, die obere Konzentrationsgrenze des Drüsensekretes für Natriumchlorid zu bestimmen. Doch ist sie sicher bei 6 % noch nicht erreicht; bei Blättern, die von einer Wasserkultur stammten und nicht weniger als 6,17 % NaCl in ihrem Gewebssaft führten, wurde in obiger Weise ein damit isotonisches Sekret festgestellt.

Was nun im Gegensatz dazu die schwächeren Grundlösungen anbetrifft, etwa solche unter 1 %, so sind die Ergebnisse prinzipiell

die gleichen, wie oben beschrieben. Da aber der natürliche Chloridgehalt der Blätter nach meinen Freilandpflanzen zu urteilen, also ohne irgendwelche besondere Salzzufuhr, bemerkenswerterweise meist nicht unter 0,25 bis 0,53 % des Gewebssaftes zu betragen pflegt, so werden Versuche mit zu schwachen Grundlösungen durch eine andere, in einem späteren Kapitel genauer zu besprechende Erscheinung vereitelt: Die Blattstücke beginnen sich mit Hilfe ihrer Drüsen, sobald die Innenkonzentration nicht mehr zu tief unter derjenigen der Grundlösung liegt, energisch „abzusalzen", was z. B. schon aus den Zahlen für die Versuche a) und b) der Tabelle auf S. 444 zu ersehen ist.

Schon für diesen soeben erwähnten Versuch wurde eine chemische Analyse des Sekretes auf Chloride mitgeteilt, welche zeigte, daß es sich in der Tat um eine unseren Darlegungen entsprechende Ausscheidung dieser Stoffe handelt, was aus einer Bestimmung des osmotischen Sekretwertes allein natürlich nicht zu schließen wäre. Solcher Chloridbestimmungen im Sekrete habe ich eine ganze Anzahl durchgeführt, die alle das grundsätzlich gleiche Ergebnis hatten, d. h., daß lediglich der über den Chloridwert der Innenkonzentration der Gewebe herausgehende osmotische Betrag auf die übrigen regelmäßig im Sekret vorkommenden Stoffe zurückzuführen ist, so daß weitere derartige Analysen hier wohl nicht mitgeteilt zu werden brauchen.

Nur auf die Zusammensetzung des Sekretes solcher Pflanzen, die sich nicht durch besonderen Salzgehalt auszeichnen, müssen wir an der Hand unserer nunmehr gewonnenen Erfahrungen mit einigen kurzen Worten in diesem Zusammenhange zurückgreifen. Es ist zunächst klar, daß die Konzentration etwas zu schwach gefunden wird, wenn die Sekretion in einem mit Wasserdampf von normaler Tension gesättigten Raum erfolgt ist. Darauf ist auch bei anderen Pflanzen bisher nicht geachtet worden, so daß die in der Literatur angegebenen Zahlen, namentlich für die langsamer sezernierenden Objekte, entsprechend zu erhöhen sein werden.

In unserem Falle ließ ich die Sekretion in einem Vorversuch zunächst auf Lösungen eines nur äußerst wenig permeierenden Stoffes — Rohrzucker — vor sich gehen, um die Innenkonzentration während des Versuches möglichst wenig zu ändern. Zum Schluß wurden nach etwa 3- bis 4stündiger Sekretion das Sekret und die Grundlösung in Kapillaren, wie üblich, verglichen. Dabei erwiesen sich Lösungen von durchschnittlich 2,5 % Rohrzucker als sekret-isotonisch,

so daß diese Lösungen in Zukunft als Grundlösungen für Untersuchungen des „normalen“ Sekrets verwendet wurden. (Lösungen von 2,5 % Rohrzucker sind isotonisch rund mit 0,30 proz. NaCl-Lösungen.) An Chlorid, berechnet als NaCl, wurden nun in den Sekreten, die auf solchen Zuckerlösungen in größeren Mengen gewonnen waren, etwas wechselnde Mengen gefunden. Allgemein ergab sich nur, daß die Sekrete dieser Pflanzen merklich weniger Chlorid enthielten, als in den zugehörigen Blättern aufgefunden wurde. Ich möchte vermuten, daß dieser Mehrgehalt an Chlor im Blattgewebe ganz oder teilweise auf Rechnung schwer oder nicht diosmierbarer Verbindungen kommt. Nachstehend seien einige Zahlen über diese Untersuchungen wiedergegeben: Hier wie in allen folgenden und vorhergehenden derartigen Angaben sind Gewebssaftkonzentrationen gefunden durch Wasser- und Trockengewichtsbestimmungen und nachfolgende chemische Untersuchung der Trockensubstanz in der bereits angegebenen Weise.

NaCl im Sekret	NaCl im Gewebssaft des Blattes	NaCl, berechnet auf Trockensubstanz
0,12 %	0,16 %	0,36 %
0,20 „	0,41 „	1,17 „
0,19 „	0,34 „	0,86 „
0,17 „	0,52 „	1,30 „
0,11 „	0,40 „	1,20 „
0,12 „	0,38 „	0,99 „

Aus diesen Zahlen geht bezüglich der Beurteilung unserer Differenzversuche noch folgendes hervor: Wenn der durchschnittliche osmotische Wert des Sekretes unserer gewöhnlichen Freilandpflanzen, auf 0,25 proz. Rohrzuckerlösungen festgestellt, 0,30 % NaCl beträgt und, wie obige Tabelle ergibt, der durchschnittliche Gehalt des Sekretes solcher Pflanzen an NaCl = 0,15 % ist, so entfällt auf die übrigen Sekretstoffe ein Anteil von ebenfalls 0,15 % NaCl; und in der Tat entspricht der in den Differenzversuchen gefundene osmotische Überwert des Sekretes der Salzpflanzen gegen ihren Salzgehalt etwa dieser Zahl. Vermutlich geben die Drüsen unter diesen Verhältnissen ein wenig mehr von den Nicht-Salzstoffen ab.

Es ließe sich, wenn eine möglichst erschöpfende Darstellung der einschlägigen Verhältnisse beabsichtigt wäre, noch manches

über die Zusammensetzung des Sekretes unter wechselnden Bedingungen mitteilen. Ich möchte jedoch meine Darstellung nicht allzu breit werden lassen, und begnüge mich nur noch über die anderen Salze, die den Pflanzen in größeren Mengen zugeführt wurden, zu bemerken, daß ich bei vereinzelten Versuchen über das Sekret solcher Blätter auf keine grundsätzlich anderen Verhältnisse gestoßen bin. Im besonderen dürfte sich Kaliumchlorid ganz genau ebenso verhalten; und auch für Kaliumsulfat und Natriumthiosulfat liegt die Sache offenbar nicht anders. Mit den anderen Salzen habe ich keine quantitativen Versuche gemacht.

Bezüglich der Funktion der Drüsen bei der Salzausscheidung ist aus allen Versuchen der Schluß zu ziehen, daß die Drüsen hierbei im Gegensatz zu ihrem Eingreifen bei der Wasserausscheidung keine merkliche osmotische Konzentrationsarbeit leisten. Aber sie leisten das Höchstmögliche, was ohne eine solche Arbeit denkbar ist, für die Entsalzung der Blätter, indem sie das Salz in der gesamten überhaupt vorhandenen Konzentration ausscheiden. Somit ist durch ihre Tätigkeit der relativ geringste Wasserverlust bedingt. Auf diese und andere ökologische Seiten unseres Problems wollen wir im nächsten Abschnitt genauer eingehen.

B. Die Wirkung und biologische Bedeutung der Drüsentätigkeit.

a) Die Absalzung.

In ganz derselben Weise, wie es im vorigen Kapitel für *Statice Gmelini* beschrieben worden ist, gestaltet sich offenbar auch die Drüsentätigkeit bei den weitaus meisten oder vielleicht bei fast allen übrigen Arten der Gattung und Familie. Schon der Drüsenbau ist, wenn wir z. B. von *Aegialitis* absehen, wo die Zahlenverhältnisse der die Drüse zusammensetzenden Zellen nach der Literatur möglicherweise etwas andere sind, fast überall genau der gleiche. Kleine Besonderheiten, wie stärkere oder schwächere Ausbildung der Grenzkappe, Einsenkung der Drüsen unter das Niveau der Epidermis usw., kommen dabei für uns nicht in Betracht. So kann es nicht wundernehmen, daß auch die Funktion der Drüsen sich überall da als ganz gleich erwies, wo ich Stichproben mit anderen Arten, wie mit *Statice latifolia* und *incana*, *Armeria maritima* usw., angestellt habe. Auch quantitativ, in der

Leistungsfähigkeit der Drüsen, sofern die Versuche mit nicht zu konzentrierten Salzlösungen angestellt und nicht über einige Tage hinaus ausgedehnt wurden, waren besondere Unterschiede nicht zu bemerken.

Von der Verbreitung der Familie sagt **Pax** in seiner Bearbeitung der Plumbaginaceen für die „Natürlichen Pflanzenfamilien", daß sie „kontinentale Salzsteppen und Meeresküsten bevorzuge". Sieht man etwa die „Flora Orientalis" von Boissier daraufhin durch, so bekommt man in der Tat den Eindruck, daß so gut wie fast alle Arten mit ganz vereinzelten Ausnahmen, wie unsere einheimische *Armeria vulgaris*, ausgesprochene Halophyten sind.

Diese Tatsache in Verbindung mit unseren im vorigen Kapitel niedergelegten experimentellen Erfahrungen über die Tätigkeit der Drüsen wird wohl kaum noch einen Zweifel darüber gestatten, daß die Drüsen als Anpassungsorgane an die speziellen Lebensverhältnisse dieser Halophyten aufzufassen sind und im Dienste der Befreiung dieser Pflanzen von den notgedrungen aufgenommenen großen Salzmengen stehen. Man könnte auch noch auf den analogen Fall der Frankeniaceen hinweisen, die ganz ähnliche Hautdrüsen besitzen und eine ähnliche Verbreitung aufweisen.

Eigentümlicherweise ist aber bei den Autoren, welche die Plumbaginaceen anatomisch oder systematisch studiert haben, wie Volkens, Solereder, Pax usw., immer nur von den „Kalkdrüsen" die Rede, und auch solche Verfasser, welche die Lebensverhältnisse der Pflanzen an Ort und Stelle studiert haben, wie Volkens, äußern sich in diesem Sinne. Freilich wird wohl auch die Abscheidung von Kalk eine Bedeutung für die Pflanze haben, und weiter unten soll davon noch des weiteren die Rede sein, aber gerade die Kochsalzentfernung wird aus den genannten Gründen doch in die erste Linie zu setzen sein. Ich habe schon oben an einer anderen Stelle kurz hervorgehoben, daß dem flüchtigen Beobachter allerdings oft in erster Linie nur die Kalkausscheidungen auffallen, und zwar wohl aus dem einfachen äußerlichen Grunde, daß der Kalk wegen seiner schwereren Löslichkeit an den Blättern viel länger haften bleibt, so daß man in der Tat z. B. gelegentlich Exemplare von *Acantholimon* zu sehen bekommt, die sehr reichlich mit Kalk bedeckt sind. Daß dieser Kalk dann nur ausgeschieden werden soll, um einen Transpirationsschutz zu gewähren, wie gelegentlich behauptet worden ist, dürfte wohl gänzlich unzutreffend sein. Doch über den Kalk später näheres.

Für uns handelt es sich zunächst darum, experimentell festzustellen, ob durch die Sekretionstätigkeit der Drüsen in der Tat eine Entsalzung möglich ist. Das ist nun nicht ganz so selbstverständlich, wie es nach dem Vorhergegangenen auf den ersten Blick scheinen könnte. Eine nähere Überlegung würde im Gegenteil zunächst folgendes lehren: Wenn die Drüsen, wie hier experimentell gezeigt wurde, eine Kochsalzlösung nahezu oder genau von derjenigen Konzentration ausscheiden, in der sie im Blatt vorhanden ist, so würde die Pflanze genötigt sein, als Ersatz für das auf diese Weise verlorene Wasserquantum ein gleiches aus dem Boden, d. h. also von eben derselben schädlichen Salzlösung aufzunehmen, und es wäre kein Vorteil ersichtlich, den dieses an einen circulus vitiosus erinnernde Spiel für die Pflanze haben könnte. Anders läge die Sache, wenn die Pflanzen eine konzentrierte Salzlösung oder gar festes Salz sezernierten, wie es nach der kleinen Mitteilung von Schtscherbak fast scheinen konnte. Dann wäre eine „Entsalzung" offensichtlich.

Die Erklärung liegt nun, um das Resultat gleich vorwegzunehmen, in der außerordentlich geringen Durchlässigkeit der lebenden Wurzelzellen für das Kochsalz, welche es bedingt, daß die Salzlösung, welche aus dem Boden in die Wurzel eindringt, ungemein viel verdünnter ist, als sie in jenem vorhanden ist.

Dazu kommt nun weiter, daß die in der Pflanze aufsteigende und speziell die sich in den Blättern bewegende Salzlösung durch die Transpiration konzentriert wird, so daß die Konzentration der Salzlösung, welche durch die Drüsen ausgeschieden wird, um ein Vielfaches höher ist als diejenige, welche als Ersatz dafür aus dem Salzboden aufgenommen wird.

Hinzuzufügen ist ferner, als noch in die Kette dieser für die ökologisch-biologische Seite unseres Problems fundamental bedeutungsvollen Verhältnisse gehörig, daß das Blattgewebe im scharfen Gegensatz zu dem der Wurzel erstaunlich leicht für Natriumchlorid permeabel ist.

In der Tat dürfen ja im Interesse einer raschen Herausschaffung des Kochsalzes sich der Bewegung desselben im Blatt nach der Epidermis zu keine großen Hindernisse entgegenstellen, wie es die so geringe Permeabilität wäre, die wir sonst meistens für anorganische Salze antreffen. Ja, die ganze Tätigkeit der Drüsen wäre nicht recht verständlich in diesem Falle. Denn die ununterbrochen arbeitenden Drüsen verlangen, wenn das Salz aus

den Zellen ihrer Umgebung ganz oder zum größten Teil herausgeschafft ist, einen fortdauernden, unverzögerten Nachschub von neuen Salzmassen, der sich nur durch Diosmose von Zelle zu Zelle vollzieht, indem die Gefäße mangels direkten Anschlusses an die Drüsen ihren Inhalt fortdauernd an die lebenden Elemente weitergeben. Die anatomische Betrachtung zeigte uns ja, wie die kugelig weit hervorgewölbten Sammelzellen und die in außerordentlich großer Zahl auf sie zustrebenden und an sie angeschlossenen Chlorenchymzellen diesen raschen Verkehr begünstigen.

Würde dieser Nachschub neuer Salzlösung nicht in der Tat immer leicht vonstatten gehen, so wäre die fortdauernd hohe Konzentration der Sekrete salzreicher Blätter nicht zu verstehen. Infolge der reichlichen Verteilung der Drüsen sowohl in der oberen wie in der unteren Epidermis (man vergleiche die Zahlenangaben auf S. 423) ist der Weg, den die Salzlösung durch Diosmose in den lebenden Zellen zurückzulegen hat, allerdings nur sehr kurz, und es ist durch diese ganze Verteilung der Drüsen und die geringe Dicke der Blätter zweifellos einer ausgiebigen Absalzung schon Vorschub geleistet, die dann in der leichten Wegsamkeit der lebenden Zellen ihre wirksamste Vorbedingung findet. Diese leichte Wegsamkeit wäre zunächst experimentell darzutun.

Für Messungen der Permeabilität haben wir die schöne plasmolytische Methode, welche bekanntlich gleichzeitig von Lepeschkin[1]) und Tröndle[2]) gefunden wurde und insbesondere zur Entdeckung der Abhängigkeit der Permeabilität von dem Beleuchtungszustande geführt hat. Die Methode beruht auf einer Vergleichung der theoretisch nach der Arrheniusschen Formel berechneten mit den empirisch gefundenen isotonischen Koeffizienten. Ich selber habe die Methode an Laubblättern von *Buxus* und *Tilia* trefflich bewährt und insbesondere zum Beweis der oben berührten Abhängigkeit der Permeabilität völlig ausreichend gefunden.

Ich habe indessen schon bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel der Zuckerrübe[3]) auf gewisse Unstimmigkeiten bei Anwendung der Methode hingewiesen, die sich darin bemerkbar machten, daß die Blattzellen

1) „Über den Turgordruck in vakuolisierten Zellen". (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., XXVIa, 1908, S. 198.)

2) „Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut". (Jahrb. f. wiss. Bot., XLVIII, 1910, S. 171.)

3) Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1911, S. 228 f.

dieser Pflanze, wie durch Ernährung derselben mit Zuckerarten im Dunkeln und nachfolgende Stärkereaktion nachzuweisen, insbesondere für manche Hexosen gar nicht so schwer durchlässig sein können, was namentlich auch die ausgiebigen Zuckertransporte in den Geweben zeigen; im Gegensatz dazu vermag man nach der plasmolytischen Methode kaum viel davon zu erkennen. Die für den Permeabilitätskoeffizienten gefundenen Werte liegen ganz oder fast innerhalb der Fehlergröße.

In der sich aufdrängenden und auch wohl sonst schon gelegentlich ausgesprochenen Vermutung, daß im Plasmolysezustand die Durchlässigkeit des Plasmas verändert und zwar wohl meist verringert scheint, wurde ich nun durch meine Erfahrungen mit *Statice* bestärkt, vor allem auf Grund des Vergleiches solcher plasmolytischer Messungen mit Versuchen, bei denen ich die Aufnahme von Salz durch unplasmolysierte Zellen analytisch-chemisch verfolgte.

Zunächst seien einige Versuche mitgeteilt, welche die Gegensätzlichkeit der Aufnahmefähigkeit der Blatt- und Wurzelzellen für Kochsalz erkennen lassen. Hierzu genügt die erwähnte plasmolytische Methode vollkommen. Verwendet wurden gewöhnliche Freilandpflanzen, welche ohne besondere Salzzufuhr aus Samen herangezogen worden waren. Als Vergleichsstoff benutzte ich Rohrzucker, für den unter allen geprüften Stoffen die geringste Durchlässigkeit auch bei unserem Objekt besteht. Da ich als Plasmolysedauer entsprechend meinen früheren Erfahrungen[1]) eine Stunde wählte, so waren Fehler infolge Rohrzuckeraufnahme nicht zu erwarten; eine solche trat vielmehr erst nach 10—20 Stunden ganz gelegentlich hervor. Da es mir nicht darauf ankam, den Einfluß der Beleuchtung zu studieren, sondern vielmehr einen zuverlässigen Durchschnittswert des Permeabilitätsfaktors zu ermitteln, so habe ich meine Messungen regelmäßig innerhalb von Perioden zerstreuten Lichtes ungefähr in den Mittagsstunden angestellt.

Die hierbei verwendeten Lösungen waren, wie in allen meinen früheren einschlägigen Arbeiten durch Auflösen der betreffenden Zucker- oder Salzmengen in 1000 ccm Wasser hergestellt. Nur mehrere zwischen den so hergestellten Lösungen liegende Konzentrationen wurden aus jenen, der Einfachheit halber, volumetrisch

1) Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1911, S. 228 f.

gewonnen. Dies sei bemerkt, weil Renner[1]) eine hierauf bezügliche Mitteilung von mir mißverstanden zu haben scheint, wenn er angibt, meine Lösungen „enthielten“ jedesmal die betreffenden Mengen in 1000 ccm Wasser.

Betrachten wir nun zunächst die Wurzeln. Zur Feststellung der Grenzkonzentration eignen sich intakte Wurzelhaare, gewisse Zellen der Wurzelhaube und der Wurzelepidermis, namentlich solche, in denen der Zellsaft rot gefärbt ist, wie es häufig vorkommt. Übereinstimmend wurde hier, wie übrigens auch in Wurzeln aus gewöhnlichen Wasserkulturen, der Grenzwert 0,65 GM Rohrzucker pro Liter gefunden (Temp. 20,6° C), worin eben eine sanfte Abhebung der Protoplasten in der Mehrzahl der Zellen erfolgte. Der Grenzwert für NaCl entspricht genau dem hieraus theoretisch berechneten isotonischen Wert von 0,43 g/mol. Irgend eine Durchlässigkeit ist plasmolytisch überhaupt nicht feststellbar. Dasselbe gilt übrigens auch für KCl, KNO_3, K_2SO_4, Na_2SO_4, $MgSO_4$ und $Ca(NO_3)_2$. Im Gewebe der Hauptwurzel und in den inneren Zellen des Rhizoms liegt die Sache ebenso. Nebenbei gaben auch die Wurzeln von jungen Haferpflanzen dasselbe Resultat.

Ganz anders stellen sich die Verhältnisse nun in den Blättern. Zur Messung wurden sowohl Epidermiszellen, wie Zellen des Chlorenchyms herangezogen. Am bequemsten sind wieder die Epidermiszellen zu verwenden, weil auch in ihnen häufig rote Zellsäfte auftreten. Die elastische Dehnung der Membran betrug durchschnittlich nur 2 %, so daß sich aus ihr für die einzelne Zelle kein meßbarer Fehler ergab.

Es ist nun zunächst sehr bemerkenswert, daß der plasmolytische Grenzwert in den Blättern außerordentlich viel höher lag als in den Wurzeln. In den Versuchspflanzen, die, wie erwähnt, gar keine Salze zugeführt erhielten, sondern in gewöhnlichem Gartenland oder in gewöhnlichen Wasserkulturen herangewachsen waren, betrug er nicht weniger als 1,35 GM[2]), mitunter sogar 1,42 GM., d. h., es ergab sich ein osmotischer Überwert von über dem Doppelten

---

1) „Über die Berechnung des osmotischen Druckes“. (Biolog. Zentralbl., XXXII, 1912, S. 486.)

2) Das entspricht etwa einem Druck von 36 Atmosphären, der als außerordentlich hoch für eine salzarme Pflanze bezeichnet werden muß. Bei salzreichen Pflanzen von *Statice globularioides* fand Cavara („Risultati di una serie di ricerche crioscopiche sui vegetali“ (Contr. Biolog. veg., IV, 1895, 41) auf kryoskopischem Wege nur 30 Atm., was er mit Recht schon als sehr hoch bezeichnet.

gegen die Wurzel, genauer von 0,70 GM. Dieser überaus hohe Überwert ist in Anbetracht der Tatsache, daß man besonders in höheren Bäumen öfter nach hohen osmotischen Saugkräften der Krone gefahndet hat, und zwar meistens ohne sehr imponierende Zahlen zu finden, recht bemerkenswert, weil es sich hier um eine ganz niedrige, mit ihren rosettigen Blättern dem Erdboden eng angeschmiegte Pflanze handelt. Das ist geeignet, recht nachdenklich gegenüber dem erwähnten Bestreben und den dabei vorausgesetzten oder vermuteten Zusammenhängen zu stimmen. Andererseits darf der hohe Turgordruck in den Blättern in Anbetracht des soviel niedrigeren in der Wurzel auch nicht mit der halophilen Lebensweise der Pflanze im Sinne Fittings (a. a. O.) in Beziehung gebracht werden.

Im Chlorenchym ist der Druck derselbe oder gelegentlich auch ein wenig niedriger. Meine Messungen schwanken zwischen den Werten 1,25 und 1,40 g/mol, je nach dem Material. Einzelne Zellen zeichnen sich dabei öfter durch niedrigere Drucke aus.

Ich komme auf den hohen osmotischen Überwert der Blattzellen gegen die Wurzel später noch einmal zurück, hier interessieren uns zunächst die Permeabilitätsverhältnisse. Die bei verschiedenen Messungen mit verschieden alten Blättern und von verschiedenen Standorten, zudem zu verschiedenen Zeiten festgestellten Permeabilitätsfaktoren schwankten bei der Veränderlichkeit dieser Größe begreiflicherweise etwas, betrugen im Durchschnitt aber etwa $\mu = 1,42 - 1,95$. Nach mehrstündiger direkter Sonnenbeleuchtung stieg der Wert bis auf $\mu = 2,18$.

Es läßt sich somit schon auf Grund dieser Methode ein scharfer Unterschied gegenüber der Wurzel feststellen. An sich sind die für die Blätter erhaltenen Werte, die übrigens in der Epidermis nicht unerheblich kleiner waren ($\mu = 1,35$—$1,66$), nicht besonders groß zu nennen, wenigstens gibt Tröndle ähnliche Zahlen für seine Objekte an, die allerdings, weil der genannte Autor mit Normallösungen arbeitete, eine nicht unerhebliche Korrektion zu erfahren hätten.

Da, wie ich oben erwähnte, der wahre Wert der Durchlässigkeit für NaCl durch die plasmolytisch gemessenen Permeabilitätsfaktoren jedenfalls nicht angezeigt wird, und andererseits andere exakte Angaben darüber nicht gemacht werden können, möchte ich zur Veranschaulichung der Aufnahmefähigkeit der Blätter einige Zahlen anführen. Sie beziehen sich auf solche Blattstückchen, wie sie für die Drüsenuntersuchungen benutzt wurden.

Bei Beurteilung der Zahlen ist nun der außerordentlich wichtige Punkt zu berücksichtigen, daß, wie an späterer Stelle nachgewiesen werden wird, die Drüsen, auch wenn sie in eine NaCl-Lösung untergetaucht sind, doch fortfahren, das Salz energisch auszuscheiden. Wenn wir also in gewohnter Weise auch beim Studium der NaCl-Aufnahme die Blattstückchen mit ihrer Oberseite auf den Lösungen schwimmen lassen (taucht man sie unter oder läßt man sie mit der Unterseite auf der Lösung schwimmen, so tritt häufig Infiltration der Intercellularen ein, vgl. darüber weiter unten), so finden gleichzeitig zwei durchaus entgegengesetzte Prozesse statt: Abgabe von Salz durch die Drüsen, und Aufnahme desselben, vorwiegend durch die offenen Schnittränder.

Wir sehen also, daß eigentümlicherweise gerade bei unserem Objekt auch diese Methode eigentlich gänzlich versagt, weil wir im chemischen Resultat nur die Differenz der beiden antagonistischen Vorgänge messen. Es läßt sich also auf keine Weise auch nur annähernd genau bestimmen, wie groß die Aufnahmefähigkeit für unser Salz ist; aber soviel steht fest, daß unter diesen Umständen die nachstehenden Angaben über die tatsächlich beobachtete Aufnahme noch außerordentlich hinter der wirklichen Aufnahmefähigkeit zurückbleiben müssen. Dies ist auch noch darum der Fall, weil die Zellen meist noch erheblich Wasser aufnehmen[1]). Der Quotient Frischgewicht : Trockengewicht, der durchschnittlich etwa 3,20 beträgt, steigt schon in 1—2 Tagen je nach der Konzentration der Außenlösung um einige Zehntel. Um so bemerkenswerter ist die Höhe der erhaltenen Zahlen.

Anfängliche Konzentration des Gewebssaftes an NaCl	NaCl-Gehalt auf Trockensubstanz bezogen	Außenlösung NaCl	Erreichte Innenkonzentration NaCl	Dieselbe auf Trockensubstanz berechnet	Tage des Verweilens auf der Lösung
0,46 %	1,17 %	3 %	0,98 %	2,49 %	1
0,22 „	0,51 „	3 „	1,19 „	3,90 „	1½
0,22 „	0,51 „	3 „	2,12 „	5,88 „	3½
0,22 „	0,51 „	3 „	1,39 „	3,72 „	2
0,15 „	0,34 „	3 „	2,17 „	4,75 „	3
0,21 „	0,44 „	4 „	3,53 „	9,42 „	5½
0,25 „	0,58 „	3 „	1,99 „	5,56 „	2
0,25 „	0,58 „	3 „	2,09 „	5,76 „	2¼

1) Aus dieser Erscheinung geht umgekehrt hervor, daß Sekretion auch bei submaximaler Turgeszenz möglich ist.

In dieser Tabelle sind absichtlich nur Versuche mit Blättern mitgeteilt, welche im Spätherbst und Winter erwachsen waren und sich demgemäß (vgl. S. 435) durch geringere Sekretionskraft auszeichnen, so daß die Herabdrückung der Endkonzentration durch die Sekretion nicht ganz in dem Maße wie sonst ins Gewicht fällt. Ferner fällt auf, daß nur Versuche mit 3- und mehrprozentigen Lösungen erwähnt sind, weil in schwächeren die Sekretion natürlich eine relativ größere Rolle spielt. Stets waren die Blattstücke, entsprechend ihrer hohen Widerstandsfähigkeit gegen die Giftwirkung des NaCl (vgl. S. 470), völlig gesund geblieben, wie u. a. die weitere Sekretionsfähigkeit zeigte.

Wir wollen nun andererseits einige Versuche betrachten, welche die entgegengesetzte Tätigkeit der Blätter, die Entsalzung vermittels der Drüsen, hervortreten lassen. Ich habe hierbei wieder keine solchen Versuche aufgeführt, bei welchen salzhaltige Blattstücke in gewöhnliches Wasser oder hypotonische Außenlösungen gebracht werden, da hierbei die einfache Exosmose eine unkontrollierbare Rolle spielen würde, sondern die Versuche ebenso wie die Aufnahmeversuche durchgeführt, so daß also diesmal das Resultat wieder durch den gleichzeitig vor sich gehenden Import in die Zellen erheblich herabgedrückt wird. Aber gerade deshalb dürfen auch sie als um so schlagender bezeichnet werden. Natürlich dürfen hier Außen- und anfängliche Innenkonzentration des NaCl nicht zu verschieden sein. Die Bezeichnung „schwimmend" bedeutet, daß die Blattstücke mit ihrer Oberseite mit der NaCl-Lösung in Berührung waren.

Versuch Nr.	Konzentration der Außenlösung	Anfängliche Innenkonzentration	Gehalt auf Trockensubstanz bezogen	Lage der Objekte in der Lösung	Versuchsdauer	Schließliche Innenkonzentration	Dieselbe auf Trockensubstanz bezogen
1	1,85 %	1,76 %	4,85 %	schwimmend	8 Std.	1,72 %	4,85 %
2 {	1,00 „	1,18 „	2,95 „	„	15 „	0,55 „	1,25 „
	1,25 „	1,18 „	2,95 „	„	15 „	0,87 „	2,25 „
3 {	0,60 „	0,57 „	1,53 „	„	24 „	0,34 „	0,95 „
	0,60 „	0,34 „	0,95 „	„	48 „	0,35 „	0,98 „
4 {	1,52 „	1,52 „	3,12 „	untergetaucht	21 „	0,75 „	1,81 „
	1,52 „	1,52 „	3,12 „	schwimmend	21 „	1,01 „	2,51 „
5	2,00 „	1,95 „	5,04 „	untergetaucht	24 „	1,69 „	4,45 „

Diese Zahlen lehren also, daß trotz hoher Permeabilität des Blattgewebes für Kochsalz eine Entsalzung oder besser „Absalzung“ eintritt, indem die Drüsen durch die lebendige Kraft der Sekretausstoßung sogar in die, wenn auch nur schwach, hypertonische Außenlösung Salz abgeben, d. h. also bei nicht zu hoher Konzentrationsdifferenz von Innen- und Außenlösung tritt die Absalzung selbst dann gegen die Salzaufnahme in den Vordergrund, wenn für eine solche Gelegenheit vorhanden ist. Daß die Absalzung keine scheinbare, nur durch die erwähnte weitere Wasseraufnahme der lebenden Objekte vorgetäuschte ist, lehren die beigefügten Zahlen über den auf die Trockensubstanz bezogenen Salzgehalt. Sie zeigen, daß die in der Tat stattfindende Wasseraufnahme nicht die Ursache des schließlich verminderten Salzgehaltes ist.

So bietet sich uns denn in der Tat das Bild der Drüsentätigkeit dar, welches auf S. 457 f. entworfen wurde. Unter natürlichen Verhältnissen werden also die Drüsen infolge der sehr geringen Permeabilität der Wurzeln um so wirksamer einer Anhäufung von Salz im Blatt entgegenarbeiten können. In der Tat zeigt denn auch eine vergleichende Untersuchung von Blatt und Wurzel, trotz dauernder Konzentrierung durch Verdunstung in jenem, keine sehr erheblichen Unterschiede im Salzgehalt. Die Ergebnisse derartiger Untersuchungen seien im folgenden in aller Kürze wiederum tabellarisch wiedergegeben:

Pflanze	NaCl-Gehalt im Gewebssaft des Blattes	Derselbe, berechnet auf die Trockensubstanz	NaCl-Gehalt im Gewebssaft der Wurzel	Derselbe, bezogen auf die Trockensubstanz
1. Gewöhnliche Freilandpflanze	0,34 %	0,69 %	0,23 %	0,42 %
2. Desgl.	0,21 „	0,44 „	0,19 „	0,39 „
3. Desgl.	0,43 „	1,19 „	0,38 „	0,98 „
4. Freilandpflanze, später 3 Monate in Cronescher Nährlösung + 5 % NaCl	3,25 „	5,48 „	2,93 „	6,12 „
5. Topfpflanze, im Zimmer seit ½ Jahr mit NaCl-Lösung begossen . .	1,52 „	3,12 „	1,27 „	2,65 „
6. Desgl., seit 3 Monaten ähnlich behandelt wie 5	1,20 „	2,52 „	1,12 „	2,30 „
7. Freilandpflanze, mit Salzlösung begossen .	2,15 „	4,34 „	2,21 „	4,72 „
8. Desgl.	1,87 „	3,80 „	1,91 „	3,96 „
9. Desgl.	1,77 „	3,55 „	1,70 „	3,28 „

An diesen Zahlen fällt zunächst der relativ geringe NaCl-Gehalt bei Nr. 4—6 trotz starker Salzzufuhr auf. Die Ursache war lebhafte Sekretion. Hierfür an einer späteren Stelle weitere Belege. Sodann aber ist überall der Unterschied im Salzgehalt von Blatt und Wurzel recht gering zu nennen, wenn man bedenkt, daß bei den im Zimmer gezogenen Winterpflanzen keine ausgiebige Sekretion stattfinden konnte. An den Freilandpflanzen Nr. 7—9 ist denn der Unterschied auch noch geringer, bei 7 und 8 ist sogar der Gehalt in den Blättern etwas geringer als in der Wurzel.

Immerhin ist an diesen Zahlen zu bemängeln, daß sie kein recht anschauliches Bild der Drüsentätigkeit und ihres Nutzens für die Pflanzen geben. Das rührt daher, daß man die Drüsentätigkeit nicht willkürlich völlig ausschließen kann. Immerhin kann ich in dieser Beziehung wenigstens einige Versuche anführen, welche Pflanzen in Wasserkultur betreffen. Unter diesen zahlreichen Pflanzen waren nämlich einige, die durch sehr mangelhafte Sekretion auffielen, und zwar solche, deren Blätter meist zwar, wie die ganzen Pflanzen völlig gesund, z. T. aber unter der Zimmertrockenheit des Spätherbstes offenbar litten, wie ihr teilweise baldiges Vertrocknen zeigte. Bei den in der folgenden Tabelle unter 1—3 erwähnten Pflanzen waren die Blätter dicht mit dem von den Drüsen ausgeschiedenen Salz bedeckt, das verschiedentlich mit Wasser abgewaschen wurde, aber immer wieder reichlich erschien, während bei 4 und 5 nur sehr wenig Salz auf der Blattoberfläche zu bemerken war. Leider gestatten die Pflanzen zwar keinen unmittelbaren strengen Vergleich, ich habe deshalb auch davon abgesehen, die transpirierenden Oberflächen genauer zu berechnen; da sie bei 1—3 annähernd gleich, bei 4 und 5 aber ziemlich viel kleiner waren, so dürfen die Versuche als um so beweiskräftiger für das Gesagte bezeichnet werden.

Versuch Nr.	Die Nährlösung enthält % NaCl	NaCl-Gehalt im Blattsaft	NaCl-Gehalt im Wurzelsaft	Also Unterschied der Blatt- und Wurzel-Konzentration
1	3,0 %	1,37 %	1,29 %	0,08 %
2	3,0 „	1,56 „	1,39 „	0,17 „
3	5,0 „	2,88 „	2,74 „	0,14 „
4	3,5 „	3,09 „	1,80 „	1,29 „
5	4,0 „	3,48 „	2,01 „	1,47 „

Sodann mag das Gesagte auch noch durch das Verhalten zweier anderer Halophyten erläutert werden, die sich von dem aufgenommenen Salz nicht zu befreien vermögen. Es handelte sich um Pflanzen von *Spergularia salina* und von *Lathyrus maritimus*, die ich aus Samen in Töpfen erzog und ganz gleich den unter Nr. 5 und 6 der Tabelle auf S. 464 erwähnten, stark sezernierenden *Statice*-Exemplaren im Zimmer mit NaCl-Lösung begossen hatte. Die Pflanzen blieben ziemlich klein, waren aber sonst typisch und gesund.

Pflanze	Dauer der Behandlung mit NaCl	Schließlicher NaCl-Gehalt im Blattsaft
Statice	6 Monate	1,52 %
„	3 „	1,20 „
Lathyrus . . .	6 „	2,89 „
„	6 „	3,07 „
Spergularia . .	3 „	3,18 „
„ . .	3 „	3,28 „

Es braucht wohl kaum betont zu werden, daß ein solcher Vergleich zwischen spezifisch ganz verschiedenen Pflanzen, die ganz andere Transpirationsverhältnisse, anderen Wuchs, andere Durchlässigkeit ihrer Zellen besitzen, nur einen äußerst bedingten Wert beanspruchen kann. Auch werden trotz angestrebter Gleichmäßigkeit der NaCl-Zufuhr größere Unterschiede in den Salzkonzentrationen der einzelnen Töpfe keineswegs ausgeschlossen. Ein direkter Schluß, daß der geringere schließliche NaCl-Gehalt in den Blättern der *Statice*-Pflanzen der Drüsentätigkeit zu danken ist, kann jedenfalls nicht gezogen werden, immerhin ist das Resultat in dieser Hinsicht wohl bemerkenswert. Sehr wünschenswert scheint mir, bei einer größeren Zahl verschiedener Halophyten den NaCl-Gehalt der Wurzeln mit dem der Blätter zu vergleichen, um zu sehen, ob die Transpiration bei mangelnder Abscheidungsfähigkeit zu einer erheblichen Salzanhäufung in diesen führt. Ich habe über diesen wichtigen Punkt in der Literatur keine Angaben finden können.

Daran, daß die Drüsen die Fähigkeit haben, der Absalzung der Blätter in hohem Maße zu dienen, kann nach unseren Resultaten über das Verhältnis von Saft- und Sekretkonzentration, ferner nach den tatsächlich von mir experimentell festgestellten,

innerhalb kurzer Zeit erfolgenden Absalzungen und vor allem auch angesichts des scharfen Gegensatzes in der Salzdurchlässigkeit der Blätter einer- und der Wurzeln andererseits wohl kein Zweifel mehr bestehen.

Diesen Nutzen nun streng quantitativ zu verfolgen, stößt, wie wir oben sahen, auf außerordentliche Schwierigkeiten, immerhin geben unsere oben mitgeteilten Vergleiche zwischen schlecht und gut sezernierenden Individuen und zwischen letzteren und anderen nicht sezernierenden Halophyten einige, wenn auch dürftige Anhaltspunkte.

Wie sich die Funktion der Drüsen unter natürlichen Verhältnissen gestaltet, ob sie der Pflanze großen oder geringen Nutzen gewährt, wird in erster Linie davon abhängen, ob die Bedingungen für eine ausgiebige Betätigung der Drüsen geboten sind. Diese aber bestehen in erster Linie und fast ausschließlich in einer genügenden Wasserversorgung und Turgeszenz der Blätter, wie sich nicht nur überall in meinen Kulturen, sondern eindeutig auch bei meinen Versuchen mit Blattmaterial zeigte, welches aus verschieden konzentrierten Lösungen Wasser schöpfte.

Wie eingangs erwähnt, zweifelt Fitting an dem Nutzen der Drüsen für die Absalzung, wenigstens bei den von ihm an Ort und Stelle untersuchten und beobachteten Wüstenbewohnern unter den Plumbaginaceen. Indem ich gleichzeitig auch auf meine Ausführungen in dem Abschnitt III D hinweise, möchte ich dazu hier noch folgendes bemerken: Für die große Mehrzahl der Arten, soviel ist von vornherein klar, können solche extremen Fälle nicht maßgebend sein. Sind doch verhältnismäßig nur ganz wenige Arten Bewohner der Wüste.

Bezüglich dieser darf man nun wohl sagen, daß die Drüsen hier, wenn sie nicht durch Salzausstoßung nützen, nicht nur unverständlich erscheinen würden, sondern wegen der Abgabe des unter diesen Verhältnissen so kostbaren Wassers, dessen Speicherung sie mindestens verhindern, geradezu als schädlich bezeichnet werden müßten. Immerhin wäre das eine a priori nicht unmögliche Sachlage; denn es ist natürlich zuzugeben, daß bei diesen extremen Xerophyten der Nutzen der Drüsen durch das Klima, dem sie sich angepaßt haben, sekundär mehr oder weniger in Frage gestellt oder in das Gegenteil verwandelt wäre.

Sehr bemerkenswert scheint mir nun aber, daß Fitting erwähnt, er habe morgens öfter die Blätter solcher Wüstenformen

mit einer „Salzlauge“ bedeckt gefunden, die er lediglich durch eine osmotische Nachsaugung von Wasser seitens einer schon vorhandenen Salzkruste aus dem Blatt erklären möchte. Ich habe nun im Zimmer Pflanzen mit dichten Salzüberzügen lange dauernd beobachtet, aber selbst an Wasserkulturpflanzen mit ihrem Übermaß von stets zur Nachsaugung zu Gebote stehendem Wasser diese Krusten stets trocken gefunden. Offenbar findet infolge der Langsamkeit der Sekretion schon bei der durchschnittlichen Lufttrockenheit unseres Klimas die Verdunstung der Sekretflüssigkeit gleich innerhalb des Porenkanals statt, wie die meist äußerst feinfädige Form der Salzüberzüge ($NaCl$, KCl) auch bei den Wasserkulturpflanzen deutlich zeigt. Und wäre die Kutikula genügend wasserdurchlässig, so müßte schon durch bloße Verdunstung des Imbibitionswassers der Membranen Salz reichlichst nach außen gelangen, so wie es Nobbe und Siegert[1]) bei Salzkulturen mit Buchweizen beobachteten. Wo man also flüssige Sekrete beobachtet, wie an genügend feuchten Tagen oder frühmorgens, besonders an der Blattunterseite oder an dem ebenfalls gegen Eintrocknung geschützteren Grunde der Oberseite (d. h. im Mittelpunkt der Blattrosette), da handelt es sich um primäre, noch nicht verdunstete Sekretflüssigkeit, nicht aber um osmotisch nachgesaugtes Blattwasser.

Und so werden denn wohl auch die erwähnten „Salzlaugen“ der Wüstenarten jedesmaligen nächtlichen Sekretionen, die nach unseren Erfahrungen im Turgeszenzzustande sogleich erfolgen, ihre Entstehung verdanken. Es wäre ja auch noch ein Zerfließen der Salzkruste durch Ansaugung atmosphärischen Wasserdampfes bei sehr feuchter Luft denkbar, und es würde sich dann um die Frage handeln, ob die Wüstenpflanzen unter diesen Umständen turgeszent genug waren, um sezernieren zu können. Das ließe sich leicht durch vorheriges Entfernen des Salzüberzuges an markierten Blättern exakt entscheiden, die dann, bei fehlender Sekretion, trocken bleiben müßten. Bevor solches geschehen und nachgewiesen ist, scheint es mir nicht notwendig, die Erscheinung bei den fraglichen Pflanzen anders als bei den übrigen zu „deuten“.

Daß in der Tat aber einzelne Glieder der Familie sich besonderen, von denjenigen der Artenmehrzahl abweichenden Lebensbedingungen angepaßt haben und daß damit dann sekundär auch

1) Landwirtschaftl. Versuchsstationen, VI, 1864, S. 37.

die Bedeutung der Drüsentätigkeit möglicherweise eine Verschiebung erfahren haben kann, scheint mir nun das Beispiel unserer einheimischen *Armeria vulgaris* zu lehren, das wir kurz betrachten wollen. Zu diesem Zwecke erst einige Worte über die andern in Betracht kommenden Salze.

b) *Armeria vulgaris* und die Kalkfrage.

Ich hatte schon weiter oben hervorgehoben, daß auch eine große Reihe anderer Salze von den Drüsen ausgeschieden wird, und zwar — sofern sie nur in größerer Menge dargeboten werden — anscheinend nicht in geringerem Maße wie NaCl. Zu diesen Salzen gehören nun so wichtige Nährstoffe, wie Sulfate, Phosphate, Nitrate, Mg-, K- und Ca-Salze. Die Drüsen arbeiten also sozusagen „wahllos"; aber bei der ökologischen Beurteilung dieser zunächst befremdenden Tatsache ist zu bedenken, daß alle diese Salze ja gerade wegen des mangelnden Anschlusses der Drüsen an das Gefäßbündelsystem des Blattes zuvor reichlich die lebenden Zellen durchströmt haben, so daß diese genügende Gelegenheit hatten, aus der sie durchströmenden Lösung zu schöpfen und die für ihren Bedarf nötigen Mengen festzuhalten. Auch von einer besonderen Verschwendung an Salzen und Ausplünderung des Bodens wird man nicht sprechen dürfen, da ja die auf die Blattoberfläche ausgeschiedenen Salze durch den Regen wieder in den Wurzelbereich der Pflanze gelangen können.

Wenn wir nun im Zusammenhange mit der Drüsentätigkeit die edaphische Verbreitung unserer einheimischen *Armeria vulgaris* betrachten, so stoßen wir hier in der Tat auf ganz andere Verhältnisse als bei wohl fast allen anderen Arten der Familie. Denn wenn auch diese ausgesprochen halophilen Pflanzen gelegentlich einmal an Standorten vorkommen mögen, die nicht durch besonderen Kochsalzgehalt ausgezeichnet sind, so ist für *Armeria vulgaris* ein solches Vorkommen typisch, ja sie scheint sogar besonders salzarme Standorte zu bevorzugen, so z. B. sandige Heide-, magere Porphyrböden usw.

Dieses Vorkommen war mir zunächst nach Versuchen mit den Drüsen dieser Pflanze, welche sich zu ausgiebiger Kochsalzsekretion befähigt erwiesen, ziemlich unverständlich, bis ich bei etwas länger dauernden Salzversuchen auf eine gewisse Empfindlichkeit der Blätter gegen Kochsalz aufmerksam wurde.

Diese Empfindlichkeit trat dann in vergleichenden toxikologischen Versuchen stark hervor, von denen ich nur den folgenden hier anführen will: Am 17. August wurden je einige, 1 qcm große Blattstücke von *Laburnum vulgare, Armeria vulgaris, A. maritima, Statice latifolia* und *St. Gmelini* auf 1 proz. NaCl-Lösungen gelegt. Das erste Absterben der Stücke von *Laburnum* und *Armeria vulgaris* machte sich in diesem Falle schon am 25. August bemerkbar, alle übrigen Stücke waren völlig gesund. Am 6. September beginnt dann das Absterben der Stücke von *A. maritima*, am 21. September leben nur noch die Stücke von *Statice Gmelini.* Der Versuch, bei dem die Lösungen in angemessenen Zwischenräumen erneuert worden waren, mußte darauf aus äußeren Gründen abgebrochen werden.

Ähnlich verliefen auch andere Versuche, bei denen stets die viel größere Empfindlichkeit der *A. vulgaris* und der anderen Nicht-Halophyten gegenüber den typischen Plumbaginaceen hervortrat.

Armeria maritima wird von vielen Floristen und Systematikern nicht als eigene Art, sondern nur als Varietät oder sogar nur als Standortsform von *A. vulgaris* betrachtet. Wenn auch letzteres wohl zu weit geht, so dürften beide doch jedenfalls eng zusammengehören. Doch dürfte es phylogenetisch richtiger sein, dann *A. vulgaris* als Varietät (die mit der Gewöhnung an andere Standorte die Widerstandsfähigkeit gegen die Giftwirkung des NaCl eingebüßt hat) zu *A. maritima*, nicht umgekehrt, zu stellen, was in Anbetracht ihrer Sekretionsfähigkeiten, der Halophilie der anderen Formen der Familie und dem sonstigen oben Gesagten wohl keiner besonderen Erörterung mehr bedarf.

Erscheint somit die Verbreitung der *A. vulgaris* trotz ihrer Salzausscheidungsfähigkeit durch ihre Empfindlichkeit gegen die Giftwirkung des Kochsalzes erklärlich, so entsteht doch noch die Frage, ob und welchen Nutzen die Pflanze unter diesen Verhältnissen aus dem Besitz ihrer Drüsen ziehen kann. So wird man denn hier, da weder andere Salze noch ein besonderer Wasserüberfluß in Frage kommen, auf einen möglichen Zusammenhang mit der Kalkabsonderung geführt. Obwohl die häufigeren Standorte unserer Art von einem besonderen Kalkreichtum nichts verraten, macht sich doch Kalk, der ja tatsächlich überall vorhanden ist, gerade in den Sekretionen hier und auch sonst bei Plumbaginaceen recht bemerkbar. Das hat ja, wie oben schon erwähnt wurde, die meisten Autoren dazu geführt, kurzweg von „Kalkdrüsen" zu sprechen.

Daß Kalksalze zweifellos und wohl kaum viel schwerer als andere Salze ausgeschieden werden, habe ich durch Versuche mit $CaCl_2$ nachweisen können, im Gegensatz zu einer kurzen gegenteiligen Angabe von Schtscherbak. Kalk fehlt auch nach meinen Erfahrungen bei keiner der untersuchten Arten im Sekret[1]), selbst wenn man andere Salze dargeboten hat.

Eine „Erklärung“ vom ökologischen Standpunkt aus für die Kalkabgabe geben zu wollen, ist eine mißliche Sache. Trotzdem möchte ich die Aufmerksamkeit auf einen möglichen Zusammenhang mit einer Eigentümlichkeit der Plumbaginaceen, wenigstens der von mir daraufhin genauer untersuchten, lenken; das ist das meist gänzliche Fehlen von oxalsaurem Kalk in den Geweben.

Solereder, den ich daraufhin ansah, spricht nur von einem „nicht häufigen“ Vorkommen von oxalsaurem Kalk, der dann in Form von Drusen und Einzelkristallen vorhanden sei. Maury beschreibt und bildet im vergleichend-anatomischen Teil seiner Arbeit einige Calciumoxalatkristalle im Mark eines alten Sprosses von *Plumbago aphylla* und von *Vogelia* ab. Ich habe Blätter und Mark verschiedener *Statice*- und *Armeria*-Arten vergebens untersucht.

Recht bemerkenswert scheint mir nun, daß Oxalsäure auf chemischem Wege nichtsdestoweniger überall, auch in den Blättern nachweisbar ist. Das Material, mindestens 25—50 g, wurde zu diesem Zwecke mit verdünnter Salzsäure gekocht, darauf wurde filtriert, mit Ammoniak neutralisiert und mit einem großen Überschuß von Soda anhaltend gekocht. Bei der folgenden Filtration blieb somit der Kalk als Karbonat auf dem Filter. Das Filtrat wurde nach Ansäuern mit Essigsäure kochend mit Calciumacetat versetzt, weiter erhitzt und (wegen des besseren Durchlaufens heiß) filtriert. Das Filter wurde verascht, der Rückstand mit Essigsäure aufgenommen, filtriert und das Filtrat mit Ammonoxalat gefällt. So waren meist mehrere Milligramm Oxalsäure nachweisbar; bei *Statice Gmelini* waren allerdings öfters nur Spuren aufzufinden.

Eine merkliche Vermehrung der normalen Oxalsäurebildung oder die Abscheidung von Kalkoxalat künstlich hervorzurufen, indem ich den Pflanzen (es handelte sich hier um *St. Gmelini*) als alleinige Stickstoffquelle in über $^1/_2$ Jahr dauernden Wasserkulturen

1) Nach einigen Analysen kann der Gehalt an CaO unter natürlichen Verhältnissen bei *Armeria vulgaris* bis 88 % der Asche des festen Sekretrückstandes betragen.

Calciumnitrat darbot, ist mir nicht gelungen. Benecke[1]) konnte bekanntlich durch Darbietung von Calciumnitrat oder Ammonsalzen die Bildung von Calciumoxalat befördern oder verringern. Im ersten Falle wurden durch den Stickstoffwechsel Base frei, die dann durch Oxalsäure abgesättigt wurde.

Ich bin geneigt, nach diesem Sachverhalt anzunehmen, daß den Drüsen hier die Beseitigung der überschüssigen Basen zufällt, so daß eine Bindung an die gleichwohl vorhandene Oxalsäure unterbleiben kann. Da ich auch im Sekret keine an andere Basen gebundene Oxalsäure nachweisen konnte, dürfte diese im Stoffwechsel hier eine andere Rolle spielen.

Daß Kalk dagegen stets im Sekret auftritt, und zwar offenbar als saures Karbonat (beim Eindampfen findet man regelmäßig $CaCO_3$) wurde bereits erwähnt.

C. Versuche mit Wasserkulturen.

Fast alle für meine Versuche und Beobachtungen verwendeten Pflanzen waren Ende April ausgesät worden und entwickelten sich zu kräftigen normalen Pflanzen. Ein Teil derselben wurde nach dem Pikieren ins Freiland versetzt, wo sie besonders üppig gediehen, ein anderer wurde in Töpfe verpflanzt, die später mit verschiedenen Salzen behandelt wurden. Die Pflanzen erwiesen sich in bezug auf die Beschaffenheit ihres Standortes als sehr anspruchslos, nicht nur insofern als sie, wie auch andere Halophyten, keinen Salzboden zu ihrem Gedeihen verlangten, sondern sie waren auch hinsichtlich der übrigen chemischen und physikalischen Eigenschaften des Bodens nicht wählerisch. In gut gedüngter Gartenerde gediehen sie geradezu üppig.

Infolge dieser Anspruchslosigkeit war es auch leicht, sie in Wasserkulturen zu erziehen. So wurden denn zu verschiedenen Zeiten teils ganz junge, teils ältere und lebhaft wachsende Exemplare in v. d. Cronesche Nährlösung übertragen, die sich für das Wurzelwachstum infolge ihrer neutralen Reaktion als besonders geeignet erwies. Statt des vorgeschriebenen Ferrophosphates verwendete ich übrigens mit bestem Erfolge Ferriphosphat. Einige schon erwähnte Pflanzen erhielten, um womöglich Oxalatbildung zu erzielen, auch folgende etwas abweichende Nährlösung, die sich auch als sehr günstig zeigte:

---

1) „Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen". (Botan. Ztg., LXI, 1903, S. 79.)

Aq. dest. . . .	1000	g
$Ca(NO_3)_2$ + aq. .	1,5	„
KCl	1,0	„
$MgSO_4$ + aq. . .	0,5	„
$Ca_3(PO_4)_2$ . . .	0,25	„
$FePO_4$ + aq. . .	0,25	„
$CaSO_4$ + aq. . .	0,5	„

Die zylindrischen Kulturgefäße faßten 1800 ccm Wasser, die Nährlösung wurde in angemessenen Zwischenräumen, meist etwa nach je 3 Wochen erneuert. Zu den Nährlösungen wurden dann nach Bedarf noch größere Zusätze bestimmter Salze gegeben.



Fig. 14.
Statice Gmelini, 7 Monate alte Pflanze in Wasserkultur. 1/4 natürl. Gr.

Bei der Entwicklung der Pflanzen trat an jungen Blättern sehr auffällig reichliche Schleimbildung hervor, welche der Tätigkeit besonderer Schleimdrüsen zu danken ist, die am Blattgrunde sich oberseits in größerer Zahl vorfinden und auf deren Bau und Natur hier nicht weiter eingegangen werden soll. Die Schleimbildung ist an kräftig wachsenden Exemplaren so reichlich, daß die durch die mehr oder weniger stengelumfassenden Blattbasen gebildeten Trichter mit dem fadenziehenden, klebrigen Schleim ganz ausgefüllt werden können. Der Schleim, mit dem die jungen Blätter ganz bedeckt sind und der ihnen das bekannte „lackierte“ Aussehen verleiht, trocknet später zu einer harten, abblätternden, dünnen Kruste zusammen. Über die Bedeutung dieser auffälligen Schleimbildung will ich hier keine Vermutungen äußern.

Schon an den ganz jungen Blättern machen sich nun bei entsprechender Salzzufuhr die Salzausscheidungen bemerkbar, die, wie im anatomischen Teil ausgeführt wurde, auf die Tätigkeit einzelner, der Entwicklung des übrigen Blattgewebes weit voraneilender Drüsen zurückzuführen sind.

Im allgemeinen ist die Sekretion der Blätter solcher Wasserkulturpflanzen sehr lebhaft, offenbar wegen der dauernd reichlichen Versorgung mit Wasser. Auch auf den Blättern solcher Pflanzen, welche nur die genannten Nährstoffe erhielten, tritt schließlich eine deutliche Salzkruste in Erscheinung, in der alle zugesetzten Nährstoffe, mit alleiniger Ausnahme des Eisens, leicht nachgewiesen werden konnten.

Da, wo zur allgemeinen Nährlösung noch besondere Salze in ein- bis mehrprozentiger Konzentration dargeboten worden waren, waren die Salzkrusten natürlich viel stärker ausgebildet. Daß diese Salzkrusten aus dem Blattgewebe osmotisch Wasser angesogen hätten, habe ich, wie erwähnt, nie bemerkt.

Bezüglich der Sekretionskraft fiel, wie ebenfalls schon hervorgehoben, der große Unterschied der im Sommer bei guter Beleuchtung und der in den trüben Herbst- und namentlich Wintermonaten wachsenden Wasserkulturpflanzen auf. Da die Wasserzufuhr hier als bedingendes Moment für diesen großen Unterschied ausscheidet, so kann für die schwache oder an der Luft fast ganz fehlende Wintersekretion wieder nur der zu geringe Gehalt der Blätter an irgendwelchen organischen Stoffen, wie dies auch aus unseren im Abschnitt III A a mitgeteilten Versuchen wahrscheinlich wurde, verantwortlich gemacht werden. Daß die ja sehr hohe Lufttrockenheit des geheizten Zimmers im Winter hier wesentlich mitgesprochen haben sollte, ist mir wenig wahrscheinlich, da ich im Sommer bei einer relativen Feuchtigkeit von nur 50 % energische Sekretionen beobachtet hatte und andererseits das Überstülpen von Glasglocken über die Winterkulturen wenig an der Ausscheidungsintensität änderte.

Da, wie gesagt, die Bewurzelung der Rhizome in unserer Nährlösung besonders günstig war, so konnten dieser ohne Schaden größere Salzmengen verschiedener Art zugesetzt werden. Freilich darf der Sprung von der noch nicht 3 ‰ lösliche Salze enthaltenden v. d. Croneschen Nährlösung nicht allzu schroff sein; immerhin kann man kräftige Pflanzen ohne Schaden in 3proz. Salzlösungen aus jener unvermittelt übertragen. Die Pflanzen vertragen aber

selbst einen plötzlichen Zusatz von z. B. 4 % NaCl, wenn man nur die Vorsicht gebraucht, in der ersten Woche durch Überstülpen einer feuchten Glocke den Wasserverlust durch Transpiration zunächst etwas herabzusetzen.

So habe ich Pflanzen monatelang in Nährlösungen gezogen, welche 3—5 % KCl, 3—6 % KNO_3, 3—4 % Na_2SO_4, 2—3 % $CaCl_2$ usw. enthielten. Die Pflanzen sahen dabei freudig grün und überhaupt gesund aus, nur bei den neu angelegten Blättern machte sich in den höheren Konzentrationen meist eine gewisse Reduktion in der Größe bemerkbar.

Die meisten Versuche machte ich naturgemäß auch hier mit Natriumchlorid. Durch allmähliche Steigerung der Konzentration in mehrwöchentlichen Zwischenräumen konnte ich schließlich bis zu 10proz. Kulturen gelangen, in denen allerdings die Gefahr des Vertrocknens schon ziemlich groß war, so daß einige dieser Kulturen allmählich eingingen. Aber selbst noch 12proz. Lösungen wurden vertragen, wenn die Transpiration durch eine Glasglocke herabgesetzt wurde.

In diesen 10proz. Kulturen war zweifellos infolge der durch die hohe osmotische Kraft der Nährlösung erschwerten Wasserzufuhr die Sekretion meist nur noch recht schwach und so wurde denn im Innern der Blätter dieser Pflanzen eine besonders starke Salzanhäufung hervorgerufen. Leider mußte zur Zeit des besonderen Gedeihens dieser interessanten Kulturen aus äußeren Gründen eine Chloridbestimmung unterbleiben, immerhin aber konnten sie zu osmotischen Messungen verwendet werden.

Ich teile im folgenden derartige Messungen mit. Die betreffende Pflanze befand sich seit dem 10. Mai in gewöhnlicher v. d. Cronescher Nährlösung; am 1. Juli erhielt die Nährlösung einen Zusatz von zunächst 1 % NaCl, am 10. Juli weitere 2 %, also im ganzen 3 % NaCl, die bei fortdauernd enormer Sekretion (die Blätter waren ganz mit den Ausscheidungen bedeckt) am 17. Juli auf 5 % erhöht wurden. Auch jetzt hielt sich nach einem vorübergehenden Rückgange die Sekretion noch auf sehr beachtenswerter Höhe, nahm jedoch überaus stark ab, als am 1. August die Konzentration auf 8 %, und stand so gut wie still, als sie am 11. August auf 10 % NaCl erhöht wurde. Zu diesem Zeitpunkt betrug die Länge der längsten Wurzeln 28,5 cm. Wie die Messung am 25. August, also 2 Wochen später zeigte, waren sie selbst in dieser Lösung noch weiter, nämlich bis 30,3 cm gewachsen. Leider

war das Wurzelsystem an mehreren Stellen verletzt, so daß dieser Umstand die Salzaufnahme bedeutend erhöht haben dürfte. (Unter Wasser fand keine Verkorkung der Wunden statt.) Die Blätter sahen etwas kränklich aus, waren rötlich überlaufen, was auf eine Färbung der Epidermiszellen zurückzuführen war. Ihre Größe betrug nur etwa 5 cm in der Länge und etwa 2 cm in der Breite, sie waren also um mehr als die Hälfte unter der durchschnittlichen normalen Größe zurückgeblieben.

Zur Messung des Turgordruckes empfiehlt sich die kryoskopische Methode trotz ihrer Einfachheit aus manchen Gründen weniger. Darin stimme ich Fitting bei, der die ihr in letzter Zeit zuteilgewordene Bevorzugung als nicht ganz gerechtfertigt bezeichnet. Ich glaube aber, daß ihre Mängel weniger in der Gefahr autolytischer Zersetzungen bestehen — diese treten erst sehr allmählich hervor —, und auch die dunklen Verfärbungen der Preßsäfte, die wohl durch Oxydation irgendwelcher phenolartiger Stoffe bedingt sind, dürften nur wenig am osmotischen Wert des Saftes ändern; sondern ich glaube vielmehr, daß der Hauptmangel in der Konzentrierung der Säfte an der Luft während des Auspressens und Kolierens liegt.

Auch die Messung mit Hilfe von Salpeterlösungen und anderer anorganischen Salze kann ich nicht empfehlen, vor allem weil für diese hohen Konzentrationen die osmotischen Drucke nicht genau bekannt und mindestens wegen der mit der Konzentration abnehmenden Dissoziation usw. aus den Gefrierpunktserniedrigungen erst umständlich zu berechnen sind. Auch ist in den extremen Fällen die Löslichkeit dieser Stoffe mitunter zu gering. Ich fand am geeignetsten die leicht lösliche Glukose (Merck, reinst), bei der man auch keine Fehler infolge der Plasmadurchlässigkeit zu befürchten hat.

Ich fand nun am 28. August als Grenzkonzentration der rot gefärbten Epidermiszellen nicht weniger als 6,2 GM pro Liter, was bei 20° C einem Drucke von $6{,}2 \times 26{,}64 = 165{,}2$ Atmosphären (vgl. Renner, a. a. O., Tabelle 1) entsprechen würde[1]. Einige dieser Epidermisstücke wurden in destilliertes Wasser ge-

1) Vergleiche hiermit die von Cavara (a. a. O.) bei anderen Salzpflanzen und namentlich die von Fitting (a. a. O.) bei Wüstenpflanzen gefundenen Werte. Ob unter natürlichen Verhältnissen bei *Statice Gmelini* derartig hohe Drucke vorkommen, vermag ich nicht zu sagen.

legt. Nach 14 Stunden waren weitaus die meisten Zellen tot, vielleicht infolge Aufplatzens, obwohl dies nicht direkt festgestellt werden konnte. In der Flüssigkeit war reichlich NaCl nachzuweisen; die noch lebenden Zellen zeigten bei einer erneuten plasmolytischen Bestimmung den Druck von 1,5 GM Traubenzucker (also $1{,}5 \times 26{,}64 = 39{,}96$ Atmosphären). Dieser war also schon fast, und offenbar hauptsächlich oder ganz durch Exosmose von NaCl, auf den Normalwert (1,35 GM = 35,96 Atm.) zurückgegangen. In der Wurzel wollten die Messungen leider nicht befriedigend gelingen, so daß ich auf Angaben darüber verzichten muß. Jedenfalls lag der Wert für diese beträchtlich tiefer[1]). Wenn ich auch leider, wie erwähnt, eine Chloridbestimmung mit diesem interessanten Material nicht vornehmen konnte, so scheint mir doch nach der ganzen Katatonoseerscheinung anzunehmen zu sein, daß der beobachtete ungeheure Druck in den Blättern ganz oder fast ausschließlich durch einfache Salzspeicherung hervorgerufen wurde, also auf die gleiche Weise, wie es für Bakterien[2]) beschrieben worden ist. Die Erhöhung ging bis zu einem Wert, der weit größer war, als zu einer Wasserentnahme aus der Nährlösung nötig gewesen wäre. Wie groß der osmotische Druck einer 10-proz. Chlornatriumlösung ist, habe ich nicht berechnen können, da ich Angaben über ihre Gefrierpunktserniedrigung in der Literatur nicht gefunden habe und über einen Beckmannschen Apparat nicht verfügte. Wenn, wie Renner angibt, eine NaCl-Lösung von 1 GM pro Liter bei 18° C (= 5,85 %) einen osmotischen Druck von 45,5 Atmosphären gibt, so muß natürlich derjenige einer 10proz. Lösung weit unter dem Wert liegen, der in den Blättern aufgefunden wurde. Und wir werden nicht fehlgehen, wenn wir die Erreichung einer so überaus hohen Konzentration des Blattsaftes in verhältnismäßig sehr kurzer Zeit mit der auffallend geringen Drüsentätigkeit in ursächlichen Zusammenhang bringen. Gelegentlich hervortretende Sekrettropfen wurden nach der Dampfdruckmethode gemessen. Die Konzentration übertraf diejenige einer 18proz. NaCl-Lösung anscheinend noch bedeutend.

---

1) Bei einer schlecht sezernierenden, in 1 % NaCl + Nährlösung erwachsenen Pflanze betrug die Grenzkonzentration in der Blattepidermis 2,9 GM Glukose pro Liter, in der dazugehörigen Wurzel sowie in Stengelzellen, die dicht unter den Blattansatzstellen lagen, gab 1 GM Glukose starke Plasmolyse.

2) A. Fischer, „Untersuchungen über Bakterien". (Jahrb. f. wiss. Bot., XXVII, 1895, S. 1.)

D. Das Verhalten der Spaltöffnungen und die Frage der Xeromorphie.

Die viel erörterte, aber leider nur selten experimentell untersuchte Frage der xeromorphen Anpassung der Halophyten konnte auch bei unserem Objekt nicht unberücksichtigt bleiben. Da hier, wie gesagt, im allgemeinen zu viel „gedeutet“, aber zu wenig gemessen worden ist, dürften die nachstehenden Angaben über das Verhalten der Spaltöffnungen, über Welkversuche und die Sukkulenzfrage willkommen sein, obgleich sie das Thema keineswegs erschöpfend behandeln.

Die Häufigkeit sukkulenter Typen unter den Halophyten veranlaßte schon Lesage[1]) zu versuchen, ob durch fortgesetztes Begießen mit NaCl-Lösungen ein derartiger Habitus künstlich hervorrufbar sei; er konnte jedoch nur bei *Lepidium sativum* und in einigen anderen Fällen eine deutliche Zunahme der Blattdicke und eine gewisse Tendenz zur Oberflächenverkleinerung feststellen.

Schimper[2]) fand dann kurze Zeit später, bei Bewässerung gewöhnlicher Landpflanzen mit Kochsalzlösungen, eine deutliche Abnahme der Transpiration und in manchen Fällen eine Zunahme der Blattdicke; wo es im Mesophyll der Blätter zu einer Anhäufung von Chloriden kam, machte sich dies durch eine Störung der Assimilation bemerkbar. Er stellte die bekannte Theorie auf, daß die Halophyten durch xeromorphe Anpassung ihre Transpiration und die Wasseraufnahme vermindern, um eine schädliche Anhäufung von Chloriden zu vermeiden.

Eine nähere Untersuchung hat nun aber, mindestens für einige konkrete Fälle, gezeigt, daß es nicht angeht, so allgemein von einem xerophytischen Bau der Halophilen zu sprechen. So scheinen nach Holtermann[3]) die Mangrovepflanzen keine besonderen Schutzmittel gegen Transpirationsverlust zu besitzen. Rosenberg[4]) fand

1) „Recherches expérimentales sur la modification des feuilles chez les plantes maritimes.“ (Revue générale de Bot., II, 1890, S. 54.)

2) „Die indomalayische Strandflora.“ (Botan. Mitteilungen aus den Tropen, Heft III, Jena 1891.)

3) „Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe.“ (Leipzig 1907, S. 56 ff.)

4) „Über die Transpiration der Halophyten.“ (Öfvers. af kongl. Vetensk. Akad. Förhandl., 1897, S. 531), zitiert nach Burgerstein, „Die Transpiration der Pflanzen“ (Jena 1904).

keine Eigentümlichkeiten der Halophyten-Spaltöffnungen im Sinne Stahls[1]), die in Beziehung zu ihren besonderen Lebensbedingungen gesetzt werden oder als xeromorph gedeutet werden könnten. Endlich hat neuerdings Delf[2]) so typische Halophyten wie *Salicornia annua* und *Suaeda maritima* untersucht und die Transpiration so groß oder noch größer als bei manchen Mesophyten gefunden. Sie zeigten sich ferner imstande, wenn sie nicht voll turgeszent waren und untergetaucht wurden, mit der gesamten Oberfläche frei Wasser aufzunehmen. Die Spaltöffnungen waren keineswegs eingesenkt oder mit einer besonders ausgeprägten Kutikula versehen und jedenfalls von voller Bewegungsfähigkeit. Also, wenn man von der Fähigkeit, Wasser in größerem Maße zu speichern, absieht, alles nichts weniger als xerophile Merkmale.

Was nun die Plumbaginaceen anbetrifft, so kann nach den vergleichend-anatomischen Untersuchungen von Maury (a. a. O.) und den Studien von Volkens (a. a. O.) kein Zweifel sein, daß die Familie eine ganze Anzahl typischer Xerophyten besitzt, die sich durch eingesenkte Spaltöffnungen, dicke Kutikula, Reduktion der Blattgröße und -zahl als an besonders trockene Steppen- und Wüstengebiete angepaßt erweisen. Besonders bemerkenswert scheint mir hier, daß sich unter solchen Verhältnissen die Drüsen gleichsam als zweischneidiges Schwert erweisen, insofern ihre an sich der Pflanze nützliche Salzausscheidung doch die bedenkliche Seite eines hohen Wasserverbrauches in sich schließt (vgl. S. 467). So sehen wir denn, daß bei manchen Arten (z. B. *Statice rhodia*) die Drüsen ähnlich wie die Spaltöffnungen mehr oder weniger tief unter das Niveau der Epidermis eingesenkt werden, und endlich, wie bei den westafrikanischen Arten überhaupt, daß die Drüsen ihrer Zahl nach stark vermindert werden.

Uns interessiert hier aber vor allem die Frage, ob die halophilen Formen der Familie als solche xerophytischen Charakter tragen. Da ist denn zunächst zu betonen, daß schon der allgemeine Besitz der Drüsen nichts weniger als ein xeromorphes Merkmal sein kann. Sehr wohl denkbar aber wäre andererseits, daß eben infolge des Besitzes der so wirksam arbeitenden

---

1) „Einige Versuche über Transpiration und Assimilation." (Botan. Ztg., LII, 1894, S. 117.)

2) „Transpiration and behaviour of stomata in halophytes." (Ann. of Botany, XXV, 1911, S. 485.)

Drüsen eine besondere xerophytische Organisation im Sinne der Schimperschen Theorie unnötig geworden sei, sofern es sich eben nur um Bewohner von Salzstellen und nicht um Xerophyten im eigentlichen Sinne handelt.

Ich bin nun geneigt, anzunehmen, daß die Dinge in der Tat so liegen. Jedenfalls habe ich bei einer so extrem halophilen Form, wie es *Statice Gmelini* ist, keine xeromorphen Züge, weder im anatomischen Bau noch im physiologischen Verhalten auffinden können. Bezüglich des ersteren Punktes habe ich Herbarmaterial von verschiedenen Originalstandorten mit meinem lebenden verglichen und keine nennenswerten Unterschiede finden können. Von irgendwelchen besonderen Anpassungserscheinungen im Bau wäre höchstens die reiche Ausbildung des Palissadengewebes der Blätter zu erwähnen, welche an das sonnige Klima der Steppe gemahnt. Den rosettigen Habitus zahlreicher Formen wird man nicht all-

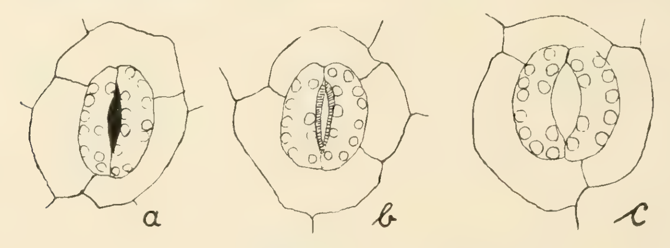


Fig. 15. Spaltöffnungen von *Statice Gmelini*.
a = geschlossen, *b* = wenig und *c* = weit geöffnet. Vergr. 330.

gemein als xeromorphes Merkmal in Anspruch nehmen dürfen, um so weniger, als gerade bei den Plumbaginaceen auffallend viele typisch xerophile Arten, so im östlichen Afrika, verzweigt-strauchigen Wuchs zeigen.

Was endlich das physiologische Verhalten betrifft, so will ich mich auf die Wiedergabe einiger weniger Transpirations- und Welkversuche beschränken, bei denen zunächst *Statice Gmelini* mit einigen anderen Pflanzen, und zwar hauptsächlich Mesophyten, verglichen wurde. Zuvor sei aber noch einiges über das Verhalten der Spaltöffnungen mitgeteilt.

Über die Zahlenverhältnisse und über die Verteilung der Spaltöffnungen auf beiden Epidermen wurde bereits im anatomischen Teil das Nötige gesagt. Sie sind nicht eingesenkt. Der Bau (Fig. 16) und die Beweglichkeit der Schließzellen sind ganz typisch. Fig. 15 zeigt das Aussehen im geöffneten und im geschlossenen Zustande.

Im Verhalten der Spaltöffnungen der Ober- und Unterseite der Blätter macht sich nun ganz allgemein der Unterschied bemerkbar, daß die Pflanze jene gern geschlossen, diese gern offen hält. Das kann mikroskopisch und nach der bekannten Infiltrationsmethode mit Xylol sehr schön verfolgt werden. Selbst bei hohen Feuchtigkeitsverhältnissen der Luft und des Bodens kann man gelegentlich sämtliche Spaltöffnungen der Oberseiten geschlossen vorfinden, meist ist aber wenigstens ein Teil von ihnen geöffnet, so wohl meist schon bei einer relativen Feuchtigkeit von 85–90 %.

Im Unterschied dazu findet man die Spaltöffnungen der Blattunterseite wohl nur bei sehr hoher Lufttrockenheit in größerer Anzahl geschlossen vor, so etwa wenn die relative Feuchtigkeit unter 60 % sinkt.

Im übrigen ist zu bemerken, daß die Beweglichkeit der Spaltöffnungen auch in den Wintermonaten eine gute war, und daß sie

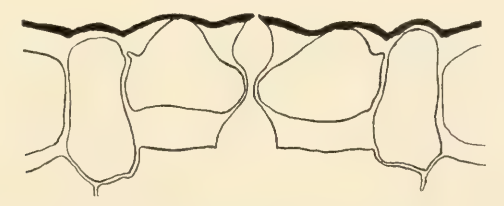


Fig. 16. Schließzellen von *Statice Gmelini* (Blattquerschnitt). Vergr. 760.

auch auf Verdunkelung ziemlich rasch reagieren. Im übrigen mögen die in nachfolgender Tabelle kurz zusammengestellten Angaben die Verhältnisse illustrieren. Die Feuchtigkeitsangaben wurden mit Hilfe eines Aßmannschen Aspirationshygrometers nach den bekannten Formeln unter Berücksichtigung des Barometerstandes berechnet. Als Sättigungsdefizit ist nach dem Vorgange von Giltay[1]) die Differenz E – e zwischen dem Dampfdruck E, den die Luft im Sättigungszustand aufweist, und der tatsächlich gemessenen Tension e in Millimetern Hg bezeichnet. Es wurde, auch bei den nachfolgenden Versuchen über Transpiration, darauf gesehen, daß die Luft möglichst wenig bewegt war.

---

1) „Vergleichende Untersuchungen über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima." (Jahrb. f. wiss. Bot., XXX, 1897, S. 615.)

Monat	Zeit	Licht	Barometer mm	Temperatur der Luft °C	Relative Feuchtigkeit %	E—e mm	Spaltöffnungen der		Bemerkung über das Material
							Oberseite	Unterseite	
Juli	3 Nm.	zerstreut	743,2	17,8	91,2	—	geschlossen	meist offen	Freilandpflanze
Aug.	9 Vm.	desgl.	—	20,8	87,9	2,21	wenige offen	desgl.	Zimmerpflanze
"	9 "	desgl.	—	20,8	87,9	2,21	sehr wenige offen	desgl.	desgl., NaCl!
Aug.	11 "	Sonne	760,2	20,9	56,6	7,99	fast alle geschlossen	viele offen	Zimmerpflanze
"	11 "	desgl.	760,2	20,9	56,6	7,99	alle geschlossen	wenige offen	desgl., NaCl
Aug.	10 "	desgl.	760,3	23,2	68,4	6,61	geschlossen	wenige offen	Zimmerpflanze
"	10 "	desgl.	760,3	23,2	68,4	6,61	desgl.	fast alle geschlossen	desgl., NaCl
Sept.	4¼ Nm.	zerstreut	741,4	16,5	100	0,00	desgl.	offen	Freilandpflanze
Dez.	10 Vm.	desgl.	745,1	5,8	89,5	—	einzelne offen	desgl.	desgl.
Febr.	5 Nm.	desgl.	741,0	17,4	47,3	7,79	geschlossen	fast alle geschlossen	Zimmerpflanze
"	4 "	desgl.	735,5	18,4	52,6	7,45	desgl.	desgl.	desgl.
"	5 "	desgl.	738,1	7,0	54,1	3,44	desgl.	ziemlich viele offen	Freilandpflanze

Die Tabelle bestätigt also das oben Gesagte: Gute Funktionsfähigkeit der Schließzellen, größere Neigung der Salzpflanzen die Spalten, wohl wegen der infolge der osmotischen Erschwerung der Wasserzufuhr geringeren Turgeszenz und größeren Gefahr des Vertrocknens, geschlossen zu halten[1]) und eine ausgeprägte Verschiedenheit im Verhalten der Spalten der Blattober- und der -unterseite.

Letztere kommt darin zum Ausdruck, daß die Spalten der Oberseite sich nur bei höherer Luftfeuchtigkeit und auch dann meist nur zum Teil und in geringerer Zahl öffnen, während die der Unterseite selbst bei höherem Sättigungsdefizit alle oder wenigstens zum Teil geöffnet bleiben. Dies hängt zweifellos zum Teil mit der höheren Feuchtigkeit zusammen, denen die Spalten der Unterseite durch den dem Erdboden mehr oder weniger angeschmiegten rosettigen Wuchs der Blätter ausgesetzt sind. Dreht

1) Möglicherweise kann das Na nicht nur osmotisch, sondern bereits in geringerer Konzentration spezifisch im obigen Sinne wirken. Nach Hansteen-Cranner (Jahrb. f. wiss. Bot., LIII, 1914, S. 536) setzt es die Transpiration herab, begünstigt aber die Wasseraufnahme.

man größere Blätter unter Belassung des Zusammenhanges mit der Pflanze teilweise um, so werden bei entsprechender Trockenheit alsbald die nunmehr nach oben gewendeten Spalten geschlossen. Andererseits kann man aus demselben Grunde auch bei hoher Lufttrockenheit (unter 60 % relativer Feuchtigkeit) häufig die unterseitigen Spaltöffnungen der Blätter von Topfpflanzen alle geöffnet finden, wenn deren Erde nur entsprechend feucht ist.

Immerhin habe ich aber auch einen spezifischen Unterschied zwischen beiden beobachtet, der nicht nur durch die verschiedene Lage zum Erdboden bedingt ist. Das ist die verschiedene Art, wie die Spalten der Ober- und der Unterseite meist auf den maximalen Turgeszenzzustand des Blattes und direkte Benetzung mit Wasser reagieren. Hierbei werden nämlich die Spalten der Oberseite meist schließlich vollkommen geschlossen, während die der Unterseite in der Regel offen bleiben bezw. sich öffnen, wenn sie geschlossen waren. Das dürfte für das Verhalten gerade der exponierten Oberseite bei Regen wichtig sein[1]), und ist auch die Ursache, weshalb man bei Sekretionsversuchen mit Blattstücken, die auf einer Salzlösung schwimmen, die Unterseite nach oben kehren muß, da eben sonst auf dem Wege durch die Spaltöffnungen Infiltration der Intercellularen eintritt. Worauf dieser eigenartige Unterschied beruht, habe ich nicht näher untersucht; es mag sein, daß es sich bei den Spalten der Oberseite um eine passive Zusammendrückung durch die benachbarten Epidermiszellen handelt[2]).

Was nun die Reaktionsfähigkeit der Spaltöffnungen auf Beleuchtungswechsel betrifft, so seien folgende Versuche angeführt: Ende August bei einer relativen Luftfeuchtigkeit im Zimmer von 93,0 % um 9 Uhr 25′ Vm. wird eine Topfpflanze, deren unterseitige Spaltöffnungen offen befunden worden sind, in den Dunkelschrank desselben Zimmers versetzt. Um 12 Uhr sind die Spalten zum weitaus größten Teil geschlossen. Darauf wird der Topf wieder ans Licht versetzt, um 12 Uhr 20′ sind die Spaltöffnungen wieder zahlreich und weit geöffnet. Durchschnittliche Lufttemperatur hierbei: 21,5° C. Der Versuch wurde in derselben Weise unter ähnlichen äußeren Verhältnissen einige Tage später wiederholt, mit

---

1) Ich bin geneigt, hier an eine Infiltration des Mesophylls durch das Regenwasser zu denken, wie sie im Versuch tatsächlich einzutreten pflegt.

2) J. G. Kohl, „Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe“. (Braunschweig 1886.)

dem Erfolge, daß der Schluß sämtlicher Spalten 3¼ Stunden nach der Verdunkelung und das Wiederöffnen der meisten von ihnen 20 Minuten nach der Wiederbelichtung erfolgt war. (Zerstreutes Licht, relative Feuchtigkeit = 71,5 %.)

In dem folgenden Transpirationsversuch wurde nun eine im Freiland erwachsene und mit ihrem Wurzelsystem in ein mit Wasser gefülltes Kölbchen gebrachte Pflanze von *Statice Gmelini* verglichen mit Sprossen der Mesophyten *Vicia Faba* und *Fagopyrum esculentum* und des ausgeprägt sukkulenten *Aeonium tabuliforme*, die ebenfalls in Kölbchen tauchten, deren Öffnung mit einem Wattebausch und einem Wachsgemisch von niedrigem Schmelzpunkt verschlossen war. Wegen gleichzeitiger Drüsensekretion ist die relative Transpiration nicht meßbar und interessiert hier auch nicht weiter. Deshalb konnte die Evaporation unberücksichtigt bleiben. Als Grad der Sukkulenz ist der auf 100 qcm Oberfläche entfallende Wassergehalt angenommen. Der Versuch wurde am 30. Juli bei fortdauernd bedecktem Wetter in der wenig bewegten Luft des Laboratoriums und bei nur wenig, etwa zwischen 78 und 82 % schwankender relativer Feuchtigkeit durchgeführt. Die Temperatur hielt sich zwischen 19,5° und 20,8° C.

Zeit	Temperatur °C	Relative Feuchtigkeit %	*Statice*		*Vicia*		*Fagopyrum*		*Aeonium*	
			wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
9 Vm.	19,5	82,2	—	—	—	—	—	—	—	—
11 „	19,9	90,9	0,64	0,59	0,41	0,30	1,94	0,31	0,16	0,07
1 Nm.	20,4	79,8	0,57	0,52	0,44	0,32	2,00	0,32	0,18	0,08
3 „	20,8	78,1	0,56	0,51	0,40	0,29	2,19	0,35	0,16	0,07
5 „	20,6	76,9	0,49	0,45	0,44	0,32	1,94	0,31	0,16	0,07
7 „	19,5	78,7	0,54	0,50	0,41	0,30	1,81	0,29	0,18	0,08
Oberflächengröße . . .			54,56 qcm		69,60 qcm		312,45 qcm		112,20 qcm	
Frischgewicht			1,56 g		0,98 g		4,91 g		25,62 g	

Die Resultate desselben Versuches sind in dem Diagramm Fig. 17 anschaulicher zusammengestellt.

Wir entnehmen aus den angegebenen Werten also eine sehr starke Wasserabgabe bei *Statice Gmelini*, die noch erheblich größer ist als bei den typisch mesophytischen Vergleichspflanzen *Vicia Faba* und *Fagopyrum esculentum*, von dem ausgeprägt xerophytischen

und stark sukkulenten *Aeonium tabuliforme* ganz zu schweigen. Die Spaltöffnungen der Blattoberseite von *Statice* waren zu Anfang und Schluß des Versuches, also wohl auch während der ganzen Versuchsdauer völlig geschlossen; diejenigen der Unterseite waren bei Beginn zum großen Teil offen, soweit sich nach Vergleichsblättern urteilen ließ, und dürften sich teilweise während des Versuches geschlossen oder verengt haben. Die hohe Wasserabgabe kommt also wohl zum großen Teil auf Rechnung der Drüsentätigkeit, die sich äußerlich allerdings nicht bemerkbar machte. Wenn aber bei einem derartigen Transpirationsversuch Drüsentätigkeit und Wasserdampfabgabe durch die Spalten auch praktisch nicht zu trennen sind, so läßt sich doch jedenfalls bezüglich der ganzen

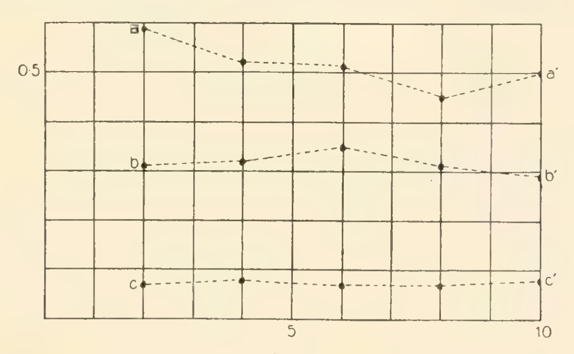


Fig. 17.

Spezifischer Wasserverlust (ständl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche) von *a—a′ Statice Gmelini*, *b—b′* Buchweizen, *c—c′ Aeonium tabuliforme*. Die Abszisseneinheiten stellen Stunden, die der Ordinaten $^1/_{10}$ g Wasserverlust dar.

Wasserökonomie sagen, daß bei genügender Bodenfeuchtigkeit jene mindestens der der Mesophyten entspricht.

Wegen der außerordentlich mühsamen Oberflächenberechnung von Sprossen (bei unebenen Organen kann man Millimeterpapier nicht gebrauchen, ich verwendete dann die von Delf empfohlenen Celloidinhäutchen), die sehr genau sein muß, wenn man zuverlässige Werte für die relative Transpiration finden will, habe ich mich mit diesem einen Versuch begnügt. Da mir aber noch die Verhältnisse beim Welken wichtig erschienen, wegen der dabei wegfallenden Sekretion, will ich nachstehend einen derartigen Versuch mit denselben Pflanzen mitteilen. Hierbei wurden einzelne Blätter abgetrennt, an der Wundstelle mit einem Wachsgemisch verschlossen, und dicht nebeneinander im Laboratorium aufgehängt.

Zeit	Relative Feuchtigkeit %	Sättigungsdefizit E—e mm	*Statice*		*Fagopyrum*		*Aeonium*	
			Gewichtsverlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	Gewichtsverlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	Gewichtsverlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
9.15 Vm.	91,4	1,26	—	—	—	—	—	—
9.45 „	87,0	1,98	0,023	0,440	0,100	0,316	0,008	0,054
10.15 „	90,7	1,44	0,018	0,344	0,041	0,130	0,011	0,075
11.15 „	—	—	0,017	0,162	0,035	0,055	0,020	0,068
12.15 Nm.	79,9	2,43	0,017	0,162	0,025	0,039	0,019	0,064
2.15 „	87,1	2,02	0,014	0,067	0,035	0,027	0,035	0,057
3.15 „	89,9	1,59	0,004	0,019	0,017	0,027	0,015	0,051
Oberflächengröße			10,47 qcm		63,37 qcm		29,45 qcm	
Frischgewicht			0,304 g		0,981 g		6,321 g	

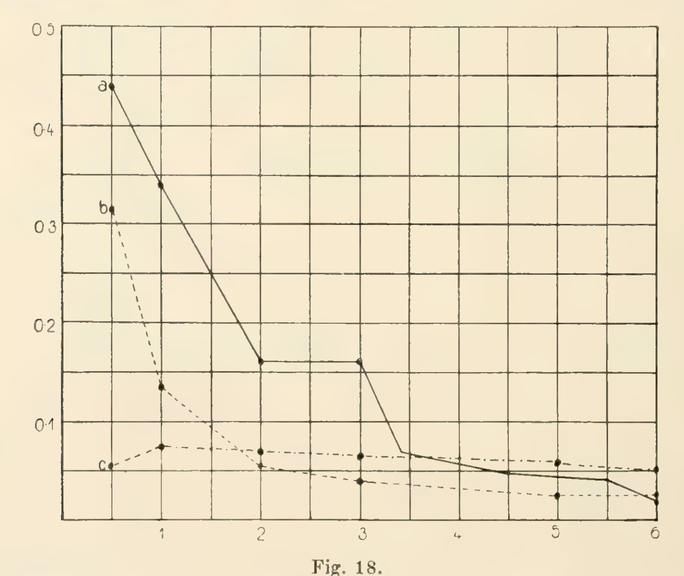


Fig. 18.

Spezifischer Wasserverlust von *a* = *Statice Gmelini*, *b* = Buchweizen, *c* = *Aeonium tabuliforme*. Ordinate und Abszisse wie in Fig. 17. Zwischen *3* und *5* der Abszisse ist für *a* statt des gemessenen Mittelwertes der wahrscheinliche Abfall gezeichnet.

Auch die Ergebnisse dieses Versuches sind graphisch dargestellt (vgl. Fig. 18). Man sieht, und andere auch länger dauernde Versuche, die ich hier nicht mitteilen will, da sie nichts prinzipiell Neues bieten, bestätigen es, daß nach Einstellung der Sekretion und vollständigem Spaltenverschluß, der sich in der graphischen Darstellung ja scharf markiert, die Wasserabgabe bei *Statice* auf

ein Minimum herabgedrückt wird, das ebenso tief oder noch tiefer liegt als das entsprechende der mesophytischen Vergleichspflanzen. Die Existenz der Sekretionsporen der Drüsen, d. h. der kleinen punktförmigen Lücken der Kutikula, bedingt also an sich keinen merklichen besonderen Wasserverlust. Bemerkt sei noch, daß die Spalten der Oberseite zu Versuchsbeginn geschlossen, die der Unterseite (wohl sämtlich!) weit geöffnet waren.

Was nun schließlich die Frage der Sukkulenz anbelangt, so kann von einer solchen bei *Statice Gmelini* keine Rede sein. Der Grad der Sukkulenz, in der oben bezeichneten Weise (S. 484) berechnet, belief sich bei unseren Versuchspflanzen auf folgende durchschnittliche Werte:

Statice Gmelini	2,31
Fagopyrum esculentum .	1,31
Aeonium tabuliforme . .	20,30.

Auch bei den übrigen daraufhin geprüften, auf S. 420 genannten Arten der Familie kann von Sukkulenz keine Rede sein. Besonders interessierte mich noch in dieser Hinsicht das Verhältnis von *Armeria vulgaris* und *A. maritima*, das bereits oben bei Besprechung der Drüsentätigkeit erwähnt wurde. Die letztere Form zeigt die für Salzpflanzen als typisch betrachteten Abweichungen von der ihr so nahe stehenden *A. vulgaris*, deutlich schmälere Blätter (in der Garckeschen Flora als „schmallinealisch" im Gegensatz zu den linealen von *vulgaris* bezeichnet), die auch etwas dicklich erscheinen. Diese Eigentümlichkeiten erhalten sich auch in der Kultur im Garten, wo *A. maritima* vielfach für Beeteinfassungen gezogen wird, und waren auch an meinen im hiesigen botanischen Garten neben *A. vulgaris* mit schwachen und seltenen Salzgaben kultivierten Exemplaren deutlich ausgeprägt[1]). Ich habe nun mehrfach mit den Blättern beider Arten vergleichende Welkversuche angestellt, die stets das gleiche Ergebnis hatten, wie es das in folgender Tabelle zusammengefaßte Beispiel zeigt.

---

1) Die durchschnittliche größte Blattbreite von *A. maritima* betrug nur 2—3 mm, die von *A. vulgaris* dagegen über 0,5 cm. Nach Versuchsschluß gelang es stets durch Wasserinjektion im Vakuum die Turgeszenz wiederherzustellen. Blätter also noch lebend.

Versuch 1.

I.

Zeit:	9.23 Vm.	9.53 Vm.		10.53 Vm.		11.53 Vm.	
Pflanze	Frisch-gewicht g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
A. vulgaris . . .	0,4719	0,0210	0,412	0,0254	0,249	0,0075	0,074
A. maritima . .	0,1647	0,0075	0,366	0,0072	0,176	0,0043	0,105

II.

Zeit:	12.53 Nm.		3.53 Nm.		4.53 Nm.		5.53 Nm.	
Pflanze	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
A. vulgaris . . .	0,0058	0,057	0,0159	0,052	0,0056	0,055	0,0034	0,033
A. maritima . .	0,0041	0,100	0,0123	0,100	0,0041	0,100	0,0026	0,064

III.

Zeit:	6.53 Nm.		nächster Tag 9.53 Vm.		Ober-fläche
Pflanze	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	
A. vulgaris . . .	0,0054	0,053	0,0674	0,044	10,20 qcm
A. maritima . .	0,0035	0,086	0,0383	0,063	4,09 „

Versuch 2.

I.

Zeit:	9.8 Vm.	10.8 Vm.		11.8 Vm.		12.8 Nm.	
Pflanze	Frisch-gewicht g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
A. vulgaris . . .	0,4481	0,0266	0,265	0,0080	0,080	0,0060	0,060
A. maritima . .	0,1780	0,0169	0,387	0,0078	0,179	0,0039	0,089

II.

Zeit:	1.8 Nm.		4.8 Nm.		5.8 Nm.		6.8 Nm.	
Pflanze	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
A. vulgaris . . .	0,0056	0,056	0,0201	0,067	0,0010	0,010	0,0055	0,055
A. maritima . .	0,0051	0,117	0,0124	0,095	0,0040	0,092	0,0028	0,064

III.

Zeit:	7.8 Nm.		nächster Tag 9.8 Vm.		Oberfläche
Pflanze	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	
A. vulgaris . . .	0,0055	0,055	0,0701	0,049	10,04 qcm
A. maritima . .	0,0046	0,105	0,0448	0,073	4,37 „

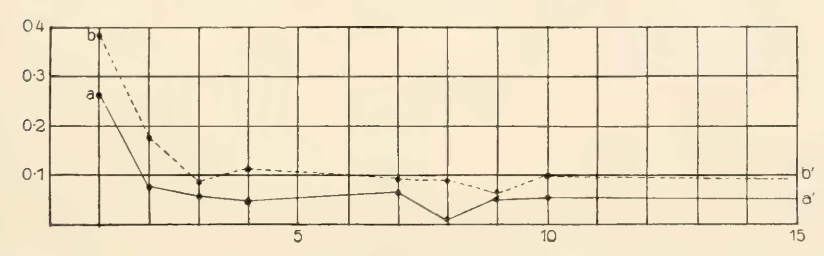


Fig. 19.

Spezifischer Wasserverlust *a* von *Armeria vulgaris*, *b* von *A. maritima* (Versuch 1, vgl. Text). Ordinate und Abszisse wie in Fig. 17.

Beide zu ganz verschiedenen Zeiten, der erste im August, der zweite im November, angestellte Versuche geben also ganz das gleiche Bild. Rechnet man die Werte für die spezifischen Wasserverluste zusammen, so erhält man als spezifische Gesamtverluste während der ganzen Versuchsdauer:

Pflanze	Versuch I		Versuch II		Grad der Sukkulenz
	Spezifischer Ges.-Verlust	Verhältnis	Spezifischer Ges.-Verlust	Verhältnis	
A. vulgaris	0,428 g	1	1,474 g	1	3,91
A. maritima	0,812 „	1,9	2,342 „	1,6	3,20

Ich habe beide Versuche, die in den Fig. 19 u. 20 auch graphisch dargestellt sind, deshalb hier angeführt, um zu zeigen, wie vorsichtig man bei ökologischen „Deutungen“ zu sein hat, da, wie man sieht, hier der ausgeprägte halophile Typ mit wesentlich stärkerer Transpiration[1]) verknüpft ist, und daß auch der „sukkulente“ Eindruck in diesem Falle nur Schein ist.

Tatsächlich findet man nun, wenn man nicht, wie im obigen Versuch, zwar völlig typisch entwickelte, aber auf gewöhnlichem Gartenland erwachsene Exemplare untersucht, sondern solche, die in merklicher Menge Salz gespeichert haben, mit solchen vergleicht, bei denen das nicht der Fall ist, eine erhebliche Einschränkung der Transpiration bei ersteren, die aber eben dann nur auf den Gehalt an Kochsalz zurückzuführen ist. So ist die Wasserabgabe bei analogen Welkversuchen, wie den oben mitgeteilten, wobei es sich aber um stärker salzhaltige *A. maritima* handelt, bei dieser

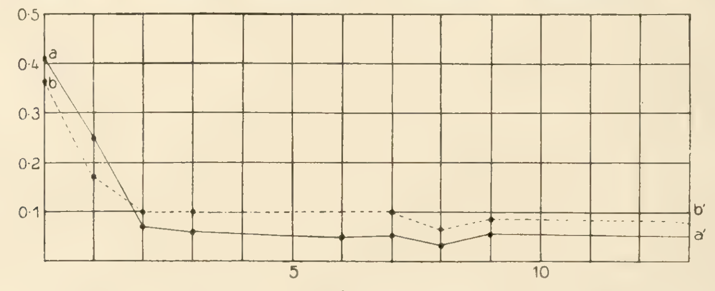


Fig. 20.
Spezifischer Wasserverlust *a* von *Armeria vulgaris*, *b* von *A. maritima* (Versuch 2, vgl. Text). Ordinate und Abszisse wie in Fig. 17.

wesentlich geringer, als bei der damit verglichenen salzarmen *A. vulgaris*. Ich will der Kürze halber nur die durch Summierung der Einzelbeträge erhaltenen Werte der spezifischen Gesamtverluste mitteilen.

Versuch Nr.	Pflanze	Na Cl - Gehalt des Gewebssaftes	Spez. Ges.-Verlust in 24 Stunden
I	*A. vulgaris*	0,06 %	1,792 g
	A. maritima	1,24 „	0,855 „
II	*A. vulgaris*	0,07 %	0,624 g
	A. maritima	1,87 „	0,400 „

1) Ein Plus von 60—90 % bei *A. maritima* kann natürlich nicht durch die kleinere Blattfläche im Sinne Renners (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1912, S. 572 u. a. a. O.) erklärt werden.

Etwas genauer sei diese Wirkung des Kochsalzgehaltes endlich noch für salzarme und salzreichere Blätter von *St. Gmelini* durch Wiedergabe einiger Versuche illustriert, deren Resultate sich nach dem, was oben über das Verhalten der Spaltöffnungen gesagt wurde, ja eigentlich von selbst verstehen.

Verglichen wurden am 25. August je ein welkendes Blatt von zwei Töpfen, von denen der eine regelmäßig mit einer 3 proz. Na Cl-Lösung, der andere mit gewöhnlichem Wasser begossen worden war. Die Behandlung war seit 6 Wochen durchgeführt, die Blätter der „Salzpflanzen" waren dauernd mit enormen Salzausscheidungen bedeckt.

Zeit:	Na Cl-Gehalt des Gewebssaftes	9.15 Vm.	9.45 Vm.		10.15 Vm.		11.15 Vm.	
Pflanze Nr.	%	Frischgewicht g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
I	2,15	0,2939	0,0053	0,092	0,0048	0,088	0,0033	0,030
II	0,22	0,3392	0,0464	0,776	0,0098	0,164	0,0077	0,064

Zeit:	12.15 Vm.		2.15 Nm.		5.15 Nm.		6.15 Nm.	
Pflanze Nr.	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g
I	0,0052	0,047	0,0150	0,068	0,0097	0,029	0,0033	0,030
II	0,0055	0,046	0,0092	0,038	0,0131	0,037	0,0044	0,037

Zeit:	7.15 Nm.		nächster Tag 9.15 Vm.		Oberfläche
Pflanze Nr.	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	wirkl. Verlust g	stündl. Verlust pro 100 qcm Oberfläche g	
I	0,0023	0,021	0,0276	0,018	10,98 qcm
II	0,0034	0,028	0,0364	0,022	11,97 „

Der spezifische Gesamtverlust stellt sich also bei Pflanze I auf 0,696, bei Nr. II auf 1,134 (Verhältnis also = 1 : 1,63). Die geringe Luftfeuchtigkeit des Zimmers hatte einen raschen Schluß der Spaltöffnungen (offenbar schon nach 1 Stunde) bei Nr. II bewirkt, so daß die Unterschiede noch relativ klein sind. Andere Versuche, auch

solche mit KCl-Pflanzen, verliefen analog, und ergaben zum Teil, namentlich bei etwas größerer Luftfeuchtigkeit, noch größere Unterschiede. Von einem der letzteren sei wenigstens das Resultat wiedergegeben:

Pflanze Nr.	KCl-Gehalt des Gewebssaftes	Spezifischer Gesamtverlust in 24 Stunden	
		100 qcm Oberfl.	Verhältnis
I	1,87 %	1,427 g	1
II	0,20 „	2,706 „	1,9

Hier ist auch bei Nr. II der gesamte Chloridgehalt als KCl umgerechnet.

Es folgt also aus diesen Versuchen, daß die anfänglichen großen Unterschiede im spezifischen Wasserverlust auf dem späteren Schluß der Spaltöffnungen bei den salzärmeren Pflanzen beruhen; aber auch nachdem überall das Schließen erfolgt ist, bleiben gleichsinnige, wenn auch geringere Unterschiede in der Wasserabgabe bestehen, die bei erheblichen Differenzen im Salzgehalt wohl fraglos auf die entsprechend verschiedenen Dampfdrucke der Zellsäfte zurückgeführt werden müssen.

Alles in allem wäre also für unsere Familie aus dem letzten Abschnitt zu folgern, daß von einer der Schimperschen Halophytentheorie entsprechenden Herabsetzung der Transpiration durch allgemeine organische Anpassung bei den salzliebenden Formen als solchen keine Rede sein kann; erst bei den typischen Xerophyten der Wüste usw. treffen wir solche Einrichtungen an. Der Wasserverbrauch der ersteren ist vielmehr größer als bei manchen Mesophyten. Und wenn bei etwa gleicher Bodenfeuchtigkeit Pflanzen auf salzreicherem Substrat gegenüber salzärmerem eine Einschränkung der Wasserabgabe erkennen lassen, so handelt es sich offenbar um die gewöhnliche Regulierung der Transpiration infolge erschwerter Wasserzufuhr, die hier, wie Fitting eingehend zeigte, durch die osmotische Kraft des Bodens und die dadurch erhöhte Gefahr des Vertrocknens bedingt ist. Es liegt also lediglich die Wirkung mangelnder Turgeszenz vor, die nicht nur einen Verschluß der Spalten, sondern auch sogleich — sozusagen automatisch — ein Aufhören der Sekretion nach sich zieht. Die „Anpassung" an den jeweiligen Standort dürfte sich, nach unseren Erfahrungen zu

urteilen, allein durch Turgorerhöhung, d. h. wohl vor allem durch einfache Salzaufnahme vollziehen.

Damit sind wir weit entfernt, die Schimpersche Theorie verwerfen zu wollen, die wohl für viele Halophyten zutreffen dürfte. Daran dürfte auch der von Delf festgestellte Umstand nicht allzuviel ändern, daß manche sukkulente Typen eine überraschend starke Transpiration aufweisen. Immerhin sind in dieser Richtung weitere Messungen sehr erwünscht.

Wollte man unsere Erfahrungen an den Plumbaginaceen mit der Schimperschen Halophytentheorie in Einklang bringen, so könnte man vielleicht sagen, daß hier eben wegen der Fähigkeit der Salzsekretion eine Anlegung von Wasserspeichern usw. und namentlich auch eine Reduktion der Blattflächenentwicklung unnötig geworden sei, so daß sich die Pflanzen des großen Vorteils ausgedehnter Assimilationsflächen ohne Gefahr erfreuen dürfen.

IV. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Der anatomische Bau der Drüsen ist trotz zahlreicher ihm gewidmeter Spezialuntersuchungen stets gänzlich verkannt worden. Er ist weit komplizierter als bisher angenommen, und die Drüsen dürften unter den bisher bekannt gewordenen derartigen pflanzlichen Organen den höchst entwickelten Typus darstellen.

Die wichtigsten Teile der Drüse sind folgende: 4 „Sammelzellen“, an welche über 70 Mesophyllzellen angeschlossen sind, eine die eigentliche Drüse rings umgebende kutisierte „Grenzkappe“ mit 4 den Sammelzellen entsprechenden „Durchlaßstellen“, 4 äußere und ebensoviele innere „Becherzellen“, 4 „Nebenzellen“ und in der Mitte des Organs 4 „Sekretionszellen“. An diesen fallen namentlich eigentümliche „Sekretionsporen“ auf, unter denen kleine unkutisierte Membrankappen ausgebildet sind. Die Bedeutung der einzelnen Organteile wurde im anatomischen und physiologischen Teil der Arbeit eingehend besprochen.

Was die Tätigkeit der Drüsen angeht, so wurde zunächst die wässerige Grundlage des Sekretes behandelt. Die Drüsen gehören nicht dem Typus der Filtrationshydathoden an, wie früher behauptet wurde, sondern pressen aktiv Wasser aus. Daß der Wurzeldruck unbeteiligt ist, beweist die Sekretionsfähigkeit abgeschnittener Blätter

und Blattstücke, und daß die wirksamen Druckkräfte ihren Sitz auch nicht im Mesophyll, sondern in der Drüse selbst haben, ließ sich an isolierten Epidermisstücken dartun. Die Ausscheidungsenergie und ihre Abhängigkeit von einigen äußeren Faktoren wurde durch Versuche illustriert. Die vorhandenen Theorien über die Mechanik der Sekretion wurden kritisch behandelt, doch konnten nur Wahrscheinlichkeitsgründe dafür erbracht werden, daß gewisse organische Stoffe der Sekretionszellen und eine ungleiche Verteilung ihrer Permeabilität den Sekretionsstrom erzeugen.

Die Hauptbemühungen des Verfassers waren darauf gerichtet, die Salzausscheidung in ihren Hauptzügen klarzulegen. Nach einer gedrängten Übersicht über die wichtigsten Verbindungen, welche bei Darbietung von den Drüsen ausgestoßen werden (und zwar sind dies offenbar alle diejenigen, für die das lebende Gewebe, ohne geschädigt zu werden, überhaupt permeabel ist), wurde vor allem der Frage näher getreten, ob bei der Abscheidung dieser Stoffe aktive osmotische Arbeit, d. h. meßbare Konzentrierungsarbeit von den Drüsen geleistet wird, so wie dies für zahlreiche Drüsen des tierischen Körpers nachgewiesen werden konnte.

Diese Frage wurde mit Hilfe einer von Barger zur Bestimmung des Molekulargewichtes löslicher Stoffe empfohlenen kapillaren Methode untersucht, welche auf der molekularen Erniedrigung der Dampftension der Lösungen beruht, und in einer als „Differenzmethode" bezeichneten Art zur Anwendung gebracht. Auf diese Weise konnte eingehend an dem Beispiel der Chloride gezeigt werden, daß eine besondere Konzentrierung in der Drüse nicht erfolgt, daß diese aber die größte Wirkung erzeugt und mit dem geringsten Wasserverbrauch arbeitet, welche ohne eine solche Einengungsarbeit denkbar sind, d. h. das Salz wird in derjenigen Konzentration abgeschieden, in welcher es im Saft des lebenden Blattgewebes jeweilig enthalten ist. Der Gehalt dieses wurde auf chemischem Wege ermittelt und der Mehrgehalt des Sekretes auf die regelmäßig in diesem auftretenden Nichtchloride zurückgeführt.

Für das Verständnis der biologischen Bedeutung der Drüsentätigkeit erwies sich nun weiter die ungemein große Verschiedenheit der Durchlässigkeit für Salz bei der Wurzel einerseits und dem Blattgewebe andererseits bedeutungsvoll. Die Berechnung des Permeabilitätskoeffizienten durch Vergleichung der praktisch gefundenen und nach der Arrheniusschen Formel berechneten isotonischen Koeffizienten war in der Wurzel wegen zu geringer Durch-

lässigkeit überhaupt nicht möglich, während für das Blattgewebe ziemlich hohe Werte erhalten wurden. Dessen hohe Durchlässigkeit trat aber bei direkten Aufnahmeversuchen und nachfolgender Chloridbestimmung noch besser zutage.

Infolgedessen tritt also mit der Bodenlösung in die Wurzel jeweilig nur sehr wenig Chlorid über, und wenn nun dessen Lösung, in die Blätter aufsteigend und dort durch die Transpiration entsprechend konzentrierter geworden, in dieser nunmehr erreichten Konzentration sezerniert wird, so wird in der Tat einer Anhäufung dort wirksam vorgebeugt, d. h. eine „Absalzung" erreicht. Infolge der reichlichen Anwesenheit der Drüsen sowohl in der oberen wie in der unteren Epidermis ist der Weg, den die Salzlösung durch Diosmose in lebenden Zellen zurückzulegen hat, nur sehr kurz, und so ist durch die ganze Verteilung der Drüsen und die geringe Dicke der Blätter einer ausgiebigen Absalzung schon Vorschub geleistet, die dann in der leichten Wegsamkeit der lebenden Zellen ihre wirksamste Vorbedingung findet. So kann den bei genügender Turgeszenz ununterbrochen tätigen Drüsen fortdauernd weiteres Salz zuströmen.

Die Absalzung wurde dann durch Versuche mit Blättern direkt nachgewiesen. Selbst wenn sie in etwas hypertonische Salzlösungen untergetaucht werden, findet entgegen dem osmotischen Gefälle durch die kinetische Energie des Exkretionsstromes Abgabe von Salz, also Absalzung statt. Diese Verhältnisse wurden dann durch Untersuchung der Salzbilanz von Pflanzen, die längere Zeit Salz zugeführt erhielten, und durch andere Versuche noch näher illustriert.

Mit der Salzabgabe scheint aber die Rolle der Drüsen noch nicht erschöpft zu sein. In der Literatur werden diese fast stets nur als „Kalkdrüsen" bezeichnet, und in der Tat tritt dieser auf den Blättern unter natürlichen Verhältnissen — allerdings nur wegen seiner geringeren Löslichkeit — besonders hervor und fehlt im Sekret auch niemals, indem er offenbar als saures Karbonat ausgeschieden wird. Bei den untersuchten Arten wurde nun von mir anatomisch oxalsaurer Kalk in den Geweben überhaupt nicht gefunden, dagegen konnte Oxalsäure in wechselnder Menge auf chemischem Wege in den Geweben nachgewiesen werden. Auch bei länger andauernder Darbietung, ausschließlich an Kalzium gebundener Salpetersäure nach dem Muster der bekannten Versuche Beneckes, fehlte das Kalziumoxalat. Fällt der Oxalsäure also wirklich sonst, wie meist angenommen wird, die Rolle der Absättigung über-

schüssiger Mengen freier Basen zu, deren Säuren assimiliert wurden, so wäre das Fehlen des Kalkoxalats und die Beseitigung des Kalks durch die Drüsentätigkeit hier wohl begreiflich.

Diese Rolle dürfte besonders in den Vordergrund treten bei solchen Arten, die, wie unsere einheimische *Armeria vulgaris*, abweichend von der überwältigenden Mehrzahl oder fast allen anderen Arten keine „Salzstellen" bevorzugen, sondern im Gegenteil sich an recht salzarme, sandige Standorte angepaßt haben. Diese nachträgliche Anpassung oder, wenn man lieber will, der Verlust der Fähigkeit, an Salzstellen zu wachsen, trat als solcher klar hervor, als nachgewiesen wurde, daß ihre Drüsen zwar imstande sind, wie die der halophilen Arten, Salz auszuscheiden, daß die ganze Pflanze sich aber bei länger dauernden Sekretionsversuchen oder vergleichend toxikologischen Versuchen als recht empfindlich gegen die Giftwirkung des Natriumchlorids zeigt. Sie dürfte daher als eine Standortsvarietät von *A. maritima*, nicht umgekehrt, aufzufassen sein.

Der Eindruck, daß die Drüsen sozusagen wahllos arbeiten, wird besonders durch solche Versuche hervorgerufen, bei denen in entsprechenden Mengen dargebotene wertvolle Nährsalze abgeschieden werden, wie es z. B. die Wasserkulturen zeigten. Zum Verständnis dieser zunächst vom ökologischen Standpunkt aus befremdlichen Tatsache ist zu berücksichtigen, daß infolge Mangels eines direkten oder näheren Anschlusses der Drüsen an die Gefäßbündel diese Salze das lebende Gewebe so durchströmt haben, daß die Zellen reichlich für ihren Bedarf aus der Lösung schöpfen konnten; und auch das bereits abgeschiedene Salz geht unter natürlichen Verhältnissen für die Pflanze nicht verloren, weil es durch den Regen schließlich wieder in ihren Wurzelbereich gelangt.

In Wasserkulturen konnten die Pflanzen von *Statice Gmelini* bei Zugabe verschiedener Salze z. T. in hohen Konzentrationen dauernd gezogen werden. Dabei erreichte z. B. in einer 10proz. Natriumchloridlösung eine schlecht sezernierende, aber sonst gesunde Pflanze in ihren Blättern den enormen Turgordruck von über 165 Atmosphären, und zwar, wie aus den Katatonoseerscheinungen bei Übertragen in reines Wasser geschlossen wurde, vor allem durch Salzspeicherung. Bezüglich der sonst an den Wasserkulturen gemachten Beobachtungen sei auf den Text verwiesen.

Schließlich wurde zur besseren Einsicht in die ganze Wasserökonomie auch das Verhalten der Spaltöffnungen näher untersucht, besonders bei der erwähnten *Statice*-Art. Sie reagierten auf Feuchtigkeitsschwankungen und Beleuchtungswechsel in bester Weise. Bemerkenswert war das verschiedene Verhalten der Spalten der Blattoberseiten einer- und das derjenigen der Unterseite andererseits. Während jene selbst bei höherer relativer Luftfeuchtigkeit ganz oder teilweise geschlossen bleiben, sind die der Unterseite unter diesen Verhältnissen meist alle geöffnet. Außer dieser Gegensätzlichkeit, die nur durch die relative Lage zum Erdboden und dessen bei einer Rosettenpflanze besonders wirksamer Feuchtigkeit bedingt ist, existiert auch ein spezifischer Unterschied zwischen beiderlei Spaltöffnungen, in der Art und Weise, wie sie auf den maximalen Turgeszenzzustand und Benetzung reagieren. Hierbei öffnen sich, dem allgemeinen Schließzellmechanismus entsprechend, diejenigen der Unterseite, während diejenigen der Oberseite geschlossen werden. Durch erstere findet deshalb bei Berührung mit Wasser Infiltration der Interzellularen statt. Bei der dem Regen ja ausgesetzten Oberseite handelt es sich möglicherweise um eine entsprechende Anpassung.

Im ganzen kann von einer xerophytischen Struktur, d. h. von einer der bekannten Schimperschen Halophytentheorie entsprechenden allgemeinen Herabsetzung der Transpiration durch organische Anpassung bei den halophilen Plumbaginaceen als solchen keine Rede sein. Vergleichende Messungen der Transpiration zeigten die Wasserabgabe bei der extrem halophilen *St. Gmelini* noch erheblich größer als bei den Mesophytenbeispielen.

Schon der Besitz der vielen Drüsen kann ja nichts weniger als ein xeromorphes Merkmal sein, denn sie bedingen einen dauernden hohen Wasserverbrauch, und so kann ihre Tätigkeit, da sie mindestens einer Wasserspeicherung entgegenwirkt, für die Bewohner der im eigentlichen Sinne trockensten Gebiete schließlich bedenklich werden. Erst diese — nicht gerade allzu zahlreichen — Plumbaginaceen stellen sich uns als wirkliche Xerophyten dar, wie der ganze Blattbau und — was hier besonders zu betonen ist — die erhebliche Verminderung der Zahl der Drüsen und ihre Einsenkung unter das Niveau der Epidermis zeigt. (Vgl. im Text besonders S. 467 f. und S. 479.)

Höherer Salzgehalt der Pflanze wirkt so, daß die Spaltöffnungen mehr zum Schließen neigen als bei salzarmen Vergleichspflanzen.

Dieses Verhalten der auf salzhaltigem Boden wachsenden und salzreicheren Individuen ist ganz direkt durch erschwerte Wasserversorgung bewirkt. Die geringere Wasserabgabe beruht, wie gesagt, auf einer entsprechenden Regulation der Spaltöffnungen, ist aber auch noch nach deren vollständiger Schließung nachweisbar und dann einfach durch den geringeren Dampfdruck der salzreicheren Zellsäfte bedingt.

Wie sehr es bei Beurteilung dieser Verhältnisse auf exakte Messungen ankommt, und wie irreführend „Deutungen" der Art sein können, wie sie von mancher Seite beliebt werden, wurde schließlich noch an vergleichenden Welkversuchen mit *Armeria vulgaris* und *A. maritima* beleuchtet. Trotz geringerer Blattflächenentwicklung transpiriert letztere bei gleichem Salzgehalt stärker und ist, wie vergleichende Messungen lehren, entgegen dem äußerlichen Anschein auch weniger „sukkulent" als *A. vulgaris.*

Einen Widerspruch zur Schimperschen Theorie brauchen alle diese an den halophilen Plumbaginaceen gewonnenen Ergebnisse noch nicht zu bedeuten. Vielmehr ließe sich geltend machen, daß bei dieser Familie eben wegen der Fähigkeit der Salzsekretion eine allgemeine Ausbildung xerophiler Merkmale unterbleiben konnte, so daß sich die Pflanzen meist auch des Vorteils ausgedehnter dünner Assimilationsflächen ohne Gefahr erfreuen dürfen.

Halle a./S., März 1915.

Botanisches Institut der Universität.

Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von Ranunculus acer.

Von

P. N. Schürhoff.

Mit Tafeln III und IV.

Bevor ich auf Einzelheiten eingehe, möchte ich daran erinnern, daß bei zytologischen Untersuchungen häufig über Amitosen berichtet wurde; doch konnte eine große Anzahl dieser Mitteilungen über das Auftreten von Amitosen nicht bestätigt werden. Während man früher die Amitose im allgemeinen der mitotischen Kernteilung gleichwertig erachtete und an ihr häufiges Auftreten glaubte, sind die bekannten Fälle immer mehr zusammengeschrumpft, so daß wir heute nur sehr wenig Beispiele für Amitosen zur Verfügung haben. In erster Linie kommen hier die Internodialzellen der Characeen in Frage und ferner noch die häufig angeführten Amitosen im Stengel von *Tradescantia*.

Aber auch für dieses letztere „klassische" Beispiel fehlt der genügende Beweis, daß es sich wirklich um Amitosen und nicht um Kernverschmelzungen handelt. Dies ist auch nicht zu verwundern, da früher Kernverschmelzungen im allgemeinen für vegetative Gewebe unbekannt waren, während häufiges Auftreten von Amitosen dort allgemein angenommen wurde. U. a. aus folgendem Grunde möchte ich das Vorhandensein von Amitosen im Stengel von *Tradescantia* ablehnen; bei Verwundungen reagieren nämlich auch diese älteren Internodialzellen durch ganz normale mitotische Teilungen[1]), was ausgeschlossen wäre, wenn Amitosen vorangegangen wären.

---

1) Schürhoff: Das Verhalten des Kerns im Wundgewebe. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1905.)

Dabei läßt sich häufig beobachten, daß in nebeneinanderliegenden Zellen in der einen Zelle eine Mitose, in der anderen eine „Amitose“ vor sich geht, und zwar trifft man hierunter ebenso häufig die Mitose in den inneren Schichten an und die „Amitose“ in den äußeren wie umgekehrt. Dies ist insofern von Wichtigkeit, als Strasburger[1]) angibt, daß die Amitosen in der Epidermis und meist auch in den hypodermalen Zellschichten fehlen. Wir können also nicht sagen, daß diese Mitosen nur in den äußeren und nicht zur Amitose disponierten Zellschichten auftreten.

Wenn wir nun erwägen, daß durch eine Kernverschmelzung stets eine Erhöhung der Chromosomenzahl erfolgt, so müssen wir in analoger Weise annehmen, daß durch eine Amitose die Zahl der Chromosomen verringert wird. Würden wir also Gelegenheit haben, Mitosen auf Amitosen folgen zu sehen, so müßte uns unbedingt die geringe Anzahl der Chromosomen auffallen. Andererseits spricht auch eine größere Anzahl von Kernen in den Zellen von *Tradescantia* (Strasburger zählte 8—10) nicht für Amitose; denn wir finden normalerweise z. B. im Endosperm vielkernige Zellen, die durch Mitose gebildet sind, aber zur Kernverschmelzung neigen. Wenn wir zur Erklärung der Mitosen im *Tradescantia*-Stengel die Deutung Strasburgers über die Mitosen bei *Podocarpus*, daß also die Mitosen nur in solchen Kernen auftreten, die sich zufällig vorher noch nicht amitotisch geteilt hatten, annehmen würden, so steht dieser entgegen, daß sich im *Tradescantia*-Stengel häufig fast alle Kerne in einem „Amitose“-Stadium befinden (s. auch die bekannte Figur in Strasburgers Praktikum S. 680), während wiederum an der Verwundungsstelle fast alle Kerne in ein Stadium der Mitose eingetreten sind.

Die Verwechslung zwischen Amitosen und Kernverschmelzungen ist häufig vorgekommen; ich erinnere nur an die in ihrer Art grundlegende Arbeit v. Wasielewskis[2]), der durch Behandlung mit Chloralhydrat in der Wurzelspitze von *Vicia faba* Amitosen hervorgerufen zu haben glaubte, während es sich nach späteren Untersuchungen[3]) herausstellte, daß durch die angeführte Behandlung Kernverschmelzungen hervorgerufen werden.

---

1) Strasburger: Einiges über Characeen und Amitose. (Festschrift für Wiesner, Wien 1908.)

2) v. Wasielewski: Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitosen. (Habil.-Schrift, Leipzig 1902.)

3) Nemec: Das Problem der Befruchtungsvorgänge. (Berlin 1910.)

Ebenso verhält es sich mit den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen. Nach Tischler[1]) findet in ihnen eine Vermehrung des Kernes durch Amitosen statt, während Nemĕc[2]) auch in diesem Fall Kernverschmelzungen sicherstellte. Eine Nachuntersuchung der Ergebnisse von Shibata[3]) über die von ihm behaupteten Amitosen in den infizierten Knöllchenzellen von *Podocarpus* wäre auch noch erwünscht, um so mehr als dieser Autor mitteilt, daß nach wiederholten Amitosen der Zellkern wieder zur mitotischen Teilung übergeht, was jedenfalls sehr fremdartig wäre und eine Gleichwertigkeit von Mitose und Amitose voraussetzen würde, die wir zurzeit nicht anerkennen können. Allerdings gelangte auch Strasburger[4]) nicht zu anderen Ergebnissen wie Shibata; er erklärte sich das Auftreten von Mitosen dadurch, daß einzelne Kerne, die sich vorher nicht amitotisch geteilt hatten, zur mitotischen Teilung schritten. Ein Beweis für diese Annahme fehlt jedoch gänzlich. Bemerkenswert ist noch, daß die späteren Mitosen, die aus vorher amitotisch geteilten Kernen hervorgehen sollen, keine Scheidewand bilden, so daß also den Mitosen in den Knöllchenzellen die Eigenschaft zukommt, mehrkernige Zellen zu bilden, wodurch die Vorbedingung zu Kernverschmelzungen gegeben ist. Wahrscheinlich ist die Angabe des Auftretens von Amitosen dadurch veranlaßt, daß die Vielkernigkeit der Riesenzellen durch simultane mitotische Kernteilung vor sich geht, ebenso wie bei den *Heterodera*-Gallen, so daß man verhältnismäßig sehr selten Mitosen zu Gesicht bekommt. Auf diesen Punkt weist Nemĕc[2]) besonders hin: „Obzwar sehr viele Gallen untersucht wurden, wurden dennoch sehr spärlich Kerne der Riesenzellen im Teilungsstadium getroffen. Man könnte leicht, wenn man kein genügend großes Untersuchungsmaterial zur Verfügung hätte, zur Überzeugung gelangen, daß es in den Riesenzellen überhaupt keine Mitose gibt. Bedenkt man jedoch, daß die Kernteilung nach unseren bisherigen Kenntnissen höchstens etwa 2 Stunden dauert, wogegen die Riesenzellen sicher 1—2 Monate lang leben und

---

1) Tischler: Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1901, Bd. 29.)

2) Nemĕc, vgl. Anm. 3, S. 500.

3) Shibata: Zytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII, 1902.)

4) Strasburger: Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.)

wenigstens ½ Monat zum Heranwachsen brauchen, während welcher die Kernteilungen zu erwarten sind, so wird man zur Überzeugung kommen, daß die Teilungen in ziemlich großen Intervallen vor sich gehen; denn schon zehn simultane Kernteilungen genügen zur Erzeugung von 1024 Kernen.“

Auch bei den Tapetenzellen der Antheren wurden zuerst amitotische Teilungen angenommen, während sich später herausstellte, daß es sich um Kernverschmelzungen handelt.

Wir sehen aus dieser Literaturanführung, daß zahlreiche früher als Amitosen angesprochene Fälle sich bei der Nachuntersuchung als Kernverschmelzungen herausgestellt haben. Die Kernverschmelzung scheint, ganz abgesehen davon, daß sie beim Befruchtungsakt in der Ontogenie jeder Pflanze auftritt, leichter einzutreten, vielleicht weil dadurch den Zellen der höheren Pflanzen nicht jede Entwicklungsmöglichkeit geraubt wird, wie wir dies von der Amitose annehmen müssen. Es kann sich z. B. bei Kernverschmelzungen auch um Reparationsvorgänge handeln, wie ich dies bei Karyomerenbildung in den Pollen von *Hemerocallis fulva*[1]) nachweisen konnte.

Aber auch viele andere vorher als Amitosen angesprochene Bilder haben einer Nachprüfung nicht standgehalten; so konnte ich[2]) zeigen, daß die von Massart und Nathansohn im Callusgewebe behaupteten Amitosen sich bei genauerer Untersuchung als ganz normale Mitosen herausstellten.

Es zeigt sich somit, daß das Auftreten von Amitosen bei höheren Pflanzen überaus selten ist, wenn man überhaupt exakt nachgewiesene Fälle von Amitosen bei höheren Pflanzen annehmen will.

Gehen wir nun zur besonderen Literatur über Amitosen im Endosperm über, so ist es klar, daß wir auch hier die etwa auftretenden Kernverschmelzungen zu besprechen haben.

Als älteste Literatur möchte ich Strasburger[3]) anführen: „In den peripherischen Endospermzellen von *Imatophyllum (Clivia) cyrtanthiflorum* und zwar an Präparaten, die in den inneren Endospermzellen noch Teilungen zeigten, sah Treub (Archives Néerlandaises, Bd. XV, 1880) hypertrophierte, zum Teil einge-

1) Schürhoff: Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva*. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LII, 1913.)

2) Schürhoff: Das Verhalten des Kerns im Wundgewebe (a. a. O.).

3) Strasburger: Zellbildung und Zellteilung, Jena 1880, S. 231.

schnürte Zellkerne. Öfters vereinigte nur ein dünnes Band die beiden Hälften des Zellkerns. In noch anderen Zellen sah man zwei Zellkerne liegen, und es ließ sich annehmen, daß die Verbindungsbrücke durchrissen war. Wie der Augenschein lehrte, handelte es sich hier um einen abnormen Vorgang."

Hierzu ist zu bemerken, daß jeder Beweis fehlt, daß es sich in dem vorliegenden Falle um Amitosen gehandelt hat; nach unsern heutigen Kenntnissen von dem häufigen Auftreten von Kernverschmelzungen im Endosperm können wir das genannte Beispiel ruhig als Kernverschmelzung betrachten. Strasburger selbst beschreibt die Kernverschmelzungen im Endosperm von *Ephedra:* „die Verschmelzung erfolgt nicht anders als wie bei *Corydalis,* die Bilder erweckten aber vor Jahren in mir die Vorstellung, daß es sich hier um Teilung der Kerne handle." Übergänge zwischen Amitose und Mitose wurden von Dixon[1]) für *Fritillaria* und von Sargant[2]) für *Lilium Martagon* beschrieben, doch handelt es sich hier, wie Buscalioni[3]) nachwies, um echte Mitosen. Andererseits werden von Buscalioni selbst einige Übergangsformen geschildert und auch Tischler[4]) berichtet über ähnliche Übergänge im Endosperm von *Corydalis.*

Weit zahlreicher sind die Angaben über das Vorkommen von Kernverschmelzungen im Endosperm. Schon Strasburger[5]) schildert diese für das Endosperm von *Corydalis cava:* „Diese Zellen sind immer noch vielkernig, doch alsbald findet Verschmelzung der Zellkerne jeder Zelle zu einem einzigen statt. Solche Zellkerne sind von verschiedener Größe, je nach der Summe der Elemente, die in die Bildung eingingen; sie unterscheiden sich auch in der Zahl der Kernkörperchen. Diese Differenzen erhalten sich noch, wenn auch abgeschwächt, auf späteren Teilungsschritten, so zwar, daß die Kerne immer noch von etwas ungleicher Größe sind und namentlich sich durch die verschiedene Zahl der Kernkörperchen

---

1) Dixon: Note on the nuclei of the endosperm of *Fritillaria imperialis.* (Proc. of the royal Irish Acad., 1895.)

2) Sargant: Direct nuclear division in the Embryosac of *Lilium Martagon.* (Ann. of Bot., 1896.)

3) Buscalioni: Osservazioni richerche sulla cellula vegetale. (Estratte del Ann. del R. Ist. bot. di Roma, 1898.)

4) Tischler: Unters. über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava.* (Verhandl. d. naturw. Vereins Heidelberg, 1900.)

5) Strasburger: Zellbildung und Zellteilung. (Jena 1880, S. 231.)

unterscheiden. Zellkerne mit nur einem Kernkörperchen scheinen nämlich bei der Teilung wieder solche, diejenigen mit mehreren Kernkörperchen entsprechende, zu geben."

„*Corydalis cava* entsprechend verhält sich, wie Soltwedel feststellen konnte, *Corydalis pallida.* Daß aber der Vorgang nicht allein auf einige *Corydalis*-Arten beschränkt ist, lehrt der Umstand, daß er, wie Soltwedel seitdem ebenfalls fand, auch bei *Pulmonaria officinalis* und oft auch bei *Staphylea pinnata* wiederkehrt, ja selbst bei der Monokotyledonee *Galanthus nivalis* war er wiederzufinden. Er dürfte somit gar nicht zu den seltenen Erscheinungen bei der Endospermbildung gehören."

Spätere Untersuchungen von Tischler[1]) bestätigten das Vorkommen der Kernverschmelzungen im Endosperm von *Corydalis cava.* Gleichfalls wurden Kernverschmelzungen beobachtet im Endosperm von *Tulipa* durch Ernst[2]), bei *Zostera* durch Rosenberg[3]), bei *Digitalis pumila*, *Corydalis pumila* und *Secale cereale* durch Němec[4]):

„Bei manchen Pflanzen kommen derartige Vorgänge normalerweise nicht vor, z. B. bei *Ranunculus ficaria*, *Senecio vulgaris*, *Lamium album* und *amplexicaule*, wenn jedoch zufällig bei diesen Pflanzen in eine Zelle mehrere Kerne geraten, so kann auch da eine Kernverschmelzung stattfinden."

Wenn ich also im folgenden typische Amitosen für das Endosperm von *Ranunculus acer* beschreibe, so bin ich mir darüber klar, daß es eines hinreichenden Beweises bedarf, um darzutun, daß es sich hier um Teilungen des Kernes und nicht um Kernverschmelzungen handelt. Ich möchte noch betonen, daß die typischen Amitosen nur in verhältnismäßig wenig Präparaten sich fanden; ich führe dies darauf zurück, daß die Teilungen simultan verlaufen; es gilt daher im allgemeinen ähnliches für sie, wie es Němec für das seltene Auftreten von Mitosen in den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen mitteilt. Jedenfalls verläuft die Endospermbildung von *Ranunculus acer* in der übergroßen Mehrzahl in normaler Weise.

---

1) Tischler, vgl. Anm. 4, S. 503.

2) Ernst: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. (Flora, Bd. 88, 1901.)

3) Rosenberg: Über die Embryologie von *Zostera marina* L. (Bil. til K. Svensk V. Akad. Handl., Bd. 27.)

4) Němec: Das Problem der Befruchtungsvorgänge. (Berlin 1910.)

Meine Technik war kurz folgende: Fixierung mit Chromessigsäure, Schnitte 5 μ dick, Färbung mit Eisenhämatoxylin oder Safranin-Wasserblau.

In solchen Endospermen, die auf dem Schnitt einen einschichtigen Kernbelag zeigten, fanden sich in einigen Fällen bedeutend vergrößerte Kerne vor; das Aussehen dieser Kerne hatte sich gegenüber den normalen Endospermkernen von *Ranunculus*, auf die wir später zum Vergleich eingehen werden, sehr verändert. Meistens waren sie in die Länge gestreckt, hatten hervorspringende Ecken, häufig war die Gestalt nierenförmig. Die Kerne nahmen mit Safranin eine intensive Färbung an; sie zeigten zahlreiche Nukleolen, die in einer gekörnt-wabigen Grundmasse lagen, von Lininfäden, wie sie die normalen Endospermkerne so schön aufweisen, war nichts zu erkennen.

Zuerst nahm ich an, daß die Größe der Kerne auf Kernverschmelzungen zurückzuführen sei, wofür auch die große Anzahl der Nukleolen zu sprechen schien; doch läßt sich hiergegen einwenden, daß nach Kernverschmelzungen die Verschmelzungsprodukte, je nach der Anzahl der verschmolzenen Kerne, in ihrer Größe sehr voneinander abweichen werden.

Ich entschloß mich daher zu der Annahme eines besonderen Kernwachstums für diese Kerne, wie es Němec für *Colutea arborescens* beschreibt:

„Einige bemerkenswerte Eigentümlichkeiten bietet auch die Endospermanlage von *Colutea arborescens.* Dieselbe stellt auch hier anfangs einen vielkernigen Wandbeleg vor, in dem ziemlich gleichmäßig die gleich großen Kerne verteilt sind. Nach Beendigung der Kernvermehrung beginnen die Kerne in der Chalazalgegend stark zu wachsen und erreichen ungewöhnlich große Dimensionen. In dem Mikropylarende bleiben die Kerne klein, ihre Form ist rundlich. Ihre Durchmesser betragen da 8,1 $\times$ 8,1 μ. Im Chalazalteile erscheinen sie schließlich linsenförmig, ihre Durchmesser betragen da 54 $\times$ 16,2 bis 108 $\times$ 13,5 μ. Diese großen Kerne enthalten ein sehr lockeres Kernretikulum, in dem Chromatinansammlungen differenziert sind, und einen meist stark vakuolisiert fixierten Nukleolus. Die Zahl der Chromatinansammlungen variiert zwischen etwa 10 und 18, da dieselben jedoch meist nur aus einer Anhäufung von unregelmäßig geformten Knoten und Körnern bestehen, so ist dieselbe nicht sicher anzugeben. Überhaupt war in diesen großen Kernen gut zu sehen, daß es sich nicht um ganz

distinkte, scharf gegen das Kernretikulum abgegrenzte Körperchen handelt, sondern um große Knoten oder Anhäufungen von kleineren Knötchen des Kernretikulums selbst.

Die großen Kerne entstehen hier nicht durch Verschmelzung von zahlreichen kleineren, sondern durch Kernwachstum; denn ich konnte nie eine Annäherung der Kerne zu Gruppen, wie z. B. bei *Corydalis*, in den jüngeren Endospermanlagen beobachten. Auch spricht dagegen der Umstand, daß die Größe der Kerne in der Richtung vom Mikropylarende zum Chalazalteile in jungen Endospermanlagen gleichmäßig zunimmt. Später wird der Übergang schroff, da nur zu einer bestimmten Grenze die Kerne sich abnorm vergrößern.

Die Distanz zwischen den großen Kernen ist größer als zwischen den kleineren.

Die Segmentierung der vielkernigen Endospermanlage beginnt bei dem Mikropylarende und verbreitet sich allmählich kaum auf die Hälfte der Endospermanlage. Zwischen den großen Kernen werden Scheidewände überhaupt nicht differenziert."

Die Beschreibung dieser großen Endospermkerne, die ebenso wie die in folgendem bei *Ranunculus* beschriebenen von linsenförmiger Gestalt sind, bietet in mancher Beziehung viele Ähnlichkeiten mit meinen Befunden. Vor allem ist auch das Fehlen der Scheidewände charakteristisch.

Bei der Fortsetzung meiner Untersuchungen gelang es mir, auch die sämtlichen Übergangsstadien zwischen den normalen Endospermkernen und den Riesenkernen aufzufinden. Dieses Wachstum findet statt, während das Endosperm noch einschichtig ist. Dies stimmt übrigens auch mit dem Auftreten von Amitosen während des gleichen Entwicklungszustandes (s. Fig. 1 u. 4, Taf. III) vollkommen überein. Die normalen Endospermkerne zeigten in diesem Zustande gewöhnlich nur ein großes Kernkörperchen, der sonstige Inhalt des Kernes glich völlig dem Stadium der Prophase. Ein dünner Kernfaden hatte sich herausgesondert, in manchen Kernen waren Lininfäden und Chromatinkörnchen noch zu unterscheiden (Fig. 33, Taf. IV). Nun setzt das Wachstum des Kernes ein; er streckt sich in der Richtung des Wandbelegs etwas in die Länge, so daß er ein linsenförmiges Aussehen bekommt, gleichzeitig mit der Größenzunahme tritt eine Vermehrung der Nukleolen ein, so daß wir in einem Schnitt Kerne der verschiedensten Größen mit der Größe entsprechend erhöhter Nukleolenzahl vorfinden. Das

Kerngerüst läßt keinen deutlichen Chromatinfaden bei größeren Kernen mehr erkennen, sondern einzelne Chromatinkörnchen liegen dicht beieinander und bewirken so eine intensive Farbstoffspeicherung bei der Safraninfärbung. Bei sehr großen Kernen ist die Form nicht mehr linsenförmig, sondern es zeigen sich häufig pseudopodienartige Fortsätze. Der Längendurchmesser ist ungefähr zwei- bis fünfmal so groß wie der Querdurchmesser. Hervorzuheben ist noch, daß persistierende Phragmoplaste nicht zu sehen sind; das Plasma ist gleichmäßig wabig-fädig differenziert und die Kerne in ihm sind ziemlich gleichmäßig verteilt. Einander genäherte Kerne, die auf eine Kernverschmelzung hindeuten könnten, wurden nicht beobachtet. Die Entstehung der Riesenkerne durch Riesenwuchs der Kerne ist somit sichergestellt.

Da wir bei unserm Material gleichzeitig Kernverschmelzungen und Amitosen auftreten sehen, so haben wir eine vorzügliche Gelegenheit, die Unterschiede zwischen beiden Typen zu beobachten, die noch dadurch besonders hervortreten, daß die Kerne eine außerordentliche Größe besitzen. Ganz besonders wird die Erkennung der Amitosen in unserem Falle dadurch erleichtert, daß auch die Amitosen im Embryosack ebenso wie die Mitosen simultan vor sich gehen. Wir sehen dann noch an den Tochterkernen genau, welche zwei aus einem Mutterkern entstanden sind, und finden alle Übergänge bis zu den typischen Amitosen. Diese zeichnen sich vor den bisher bekannten Bildern von Amitosen dadurch aus, daß die Tochterkerne nicht durch einfache Durchschnürung des Mutterkernes entstehen, sondern daß der Mutterkern, ohne sich vorher wesentlich in die Länge zu ziehen, in der Mitte auseinander weicht, während gleichzeitig an den Seiten und in der Mitte durch zarte Fäden noch die Verbindung zwischen den Kernen eine Zeitlang aufrecht erhalten bleibt. Diese Fäden werden allmählich eingezogen und zwar reißen sie vorher etwa in der Mitte durch. An den Tochterkernen sieht man daher häufig noch einen Teil dieser Fäden, die sich ständig verkürzen und dabei breiter werden. Beim Einziehen dieser Kernbrücken kommt es öfters vor, daß ein Teil der äußersten Spitze anscheinend nicht schnell genug folgen kann, so daß es zu Abschnürungen kommt, die sich abrunden und das Aussehen normaler, kleiner Kerne besitzen. Wir haben es hier, da nicht anzunehmen ist, daß sich gerade die typische Menge der Kernmasse abgesondert hat, wogegen auch die verschiedene Größe der Kernchen spricht, mit

Karyomerenbildung zu tun. Da nun diese Kernchen später verschwinden, ist anzunehmen, daß sie entweder desorganisieren oder aber mit ihren Schwesterkernen wieder verschmelzen. Ich halte letzteres für wahrscheinlicher, da ein derartiges Verhalten der Karyomeren bereits bekannt ist.

Die Tochterkerne nehmen bald eine semmel- bis nierenförmige Gestalt an und zwar liegen sie mit den konkaven Seiten einander gegenüber; sie geben dann ein ähnliches Bild wie die Teilungen von Diplokokken. An dieser Form und Lage kann man mit Leichtigkeit feststellen, welche Tochterkerne einem Mutterkern entstammen. Die beiden Tochterkerne sind sowohl gleich groß als auch stimmen sie in der Größe mit den anderen durch Amitose entstandenen Kernen überein. Die Zahl der Kernkörperchen ist allerdings in den Tochterkernen verschieden.

Die Nukleolen der Riesenkerne sind stets in Mehrzahl in jedem Kern vertreten. Bei stark differenzierten Färbungen mit Eisenhämatoxylin erhält man eine fast isolierte Färbung der Nukleolen. An solchen Präparaten läßt sich leicht feststellen, daß die größeren Nukleolen sich in Teilung befinden. Entweder finden wir hantelförmige Bilder oder die Nukleolen zeigen ähnliche Figuren, wie die Amitosen der Riesenkerne.

Das Zytoplasma zeigt während der Amitosen eine wabige Struktur und scheint sich bei der Trennung der Kerne nicht zu betätigen. Jedenfalls ist von irgendwelchen fädigen Differenzierungen nichts zu sehen; auch finden wir keine Verdichtungen des Zytoplasmas an den Polen oder sonst in der Umgebung der Amitosen. Es ist auch kein Unterschied in dem umgebenden Zytoplasma beim Stadium der Amitosen einerseits und der vollzogenen Amitosen andererseits zu finden. Infolgedessen kommt es auch nicht zur Anlage bezw. Bildung von Zellmembranen, sondern die Tochterkerne, die aus den Amitosen hervorgegangen sind, liegen gleichmäßig verteilt in dem wabigen Zytoplasma und lassen nur dadurch, daß sie nach einer Richtung bedeutend länger sind und diese Längsachsen bei den zugehörigen Tochterkernen parallel sind, ihre Entstehung aus demselben Mutterkern erkennen.

Das Auftreten von Amitosen im Endosperm ist keineswegs verwunderlich; denn es ist zu bedenken, daß die Kerne des Endosperms auf ihre formativen Eigenschaften verzichtet haben und nur ernährungsphysiologisch tätig sind. Die Kerne können infolgedessen von einer völlig gleichwertigen Verteilung der Erbmasse, wie sie

durch den minutiösen Vorgang bei der Mitose bewirkt wird, absehen und die Verteilung der Regulierungszentren auf amitotischem Wege vornehmen.

Betonen möchte ich jedoch nochmals, daß die Frage, ob Kernverschmelzungen oder Amitosen vorliegen, an keinem der bisher bekannten Fälle mit solcher Sicherheit entschieden werden konnte, wie es sich hier durch das glückliche Zusammentreffen verschiedener Umstände zeigt. Und wie man bekanntlich das Endosperm zur Demonstration der fortschreitenden Stadien der Mitose benutzt, so werden die angegebenen Bilder in Zukunft geeignet sein, die verschiedenen Stadien der amitotischen Kernteilung nebeneinander zu zeigen.

Ich möchte nochmals kurz die Gründe anführen, daß es sich um Amitosen, nicht um Kernverschmelzungen handelt.

1. Die Teilungen verlaufen simultan, wie wir es von den mitotischen Teilungen des Endosperms wissen, während die Kernverschmelzungen keine Regelmäßigkeit zeigen.
2. Infolge der simultanen Teilung sind die beiden zugehörigen Kerne genau erkennbar, wie in den Anaphasen der Mitosen.
3. Die nierenförmigen Tochterkerne sind mit ihren konkaven Seiten einander zugekehrt, wie die jungen durch Mitose entstandenen Tochterkerne.
4. Von besonderer Wichtigkeit ist das Auftreten von Karyomeren beim Auseinanderweichen der Kerne. Diese sind nur durch Zerreißen der Brücken zu erklären.
5. Das vollständige Fehlen von Scheidewänden spricht ebenfalls gegen eine Kernverschmelzung, da im Endosperm Kernverschmelzungen sämtlicher Kerne innerhalb der abgegrenzten Zellen stattfinden.
6. Die Riesenkerne zeigen später keine mitotischen Teilungen mehr, sondern degenerieren. Das Auftreten von späteren Mitosen würde unbedingt für Kernverschmelzungen sprechen.

Im letzten Satze wurde die Mitteilung über das spätere Verhalten der durch Amitose entstandenen Kerne schon kurz gekennzeichnet. In der Tat gehen die Riesenkerne nach verhältnismäßig kurzer Zeit zugrunde, so daß man keine ausgewachsenen Samenanlagen mit den auf amitotischem Wege entstandenen Kernen findet. Gleichzeitig mit der Degeneration der Kerne setzt ein Zerfall des Zytoplasmas ein, so daß sich nur noch einige Plasma-

flocken um die desorganisierenden Kerne ballen. Die Kerne führen noch weiterhin Amitosen der oben beschriebenen Art aus, jedoch sind sie nicht mehr imstande, das nötige Kernmaterial für die neuen Kerne aufzubringen, so daß die neuen Kerne kleiner werden, die Zahl der Nukleolen verringert sich und an Stelle der früheren intensiven Safraninfärbung zeigen sie nur noch schwache Farbstoffspeicherung. In vorgeschrittenen Stadien der Desorganisation sieht man fast nur noch die Kernmembran, die an manchen Stellen eingefaltet erscheint.

Der Befruchtungsvorgang und die Entwicklung des normalen Endosperms.

Zum Vergleiche mit den geschilderten Abnormitäten lohnt es sich auf die Befruchtung und die Entwicklung des normalen Endosperms einzugehen.

Über den Befruchtungsvorgang der Ranunculaceen liegen mehrere ausführliche Veröffentlichungen vor. Hierzu mag einerseits beigetragen haben, daß die Ranunculaceen verhältnismäßig große Kerne besitzen, so daß sie sich, ähnlich wie die Monokotylen, für das Studium der feineren Kernstrukturen sehr gut eignen, andererseits zeigen die Polycarpicae manche Eigentümlichkeiten, die sie als eine polygenetisch sehr alte Pflanzenordnung kennzeichnen. Wir finden manche Anklänge an die Gymnospermen, so daß gerade die Histologie berufen scheint, unsere Kenntnisse über die systematische Stellung der Polycarpicae wesentlich zu vertiefen. Es sei an die spiralige Anordnung der Blütenkreise erinnert und an die nur aus Tracheiden aufgebauten Holzstränge der zur Gattung *Drimys* gehörenden Bäume, die in ihrem Bau auffallend den Nadelhölzern ähneln. Ferner versucht man die Monokotylen von den Polycarpicae abzuleiten, wofür insbesondere einige Eigentümlichkeiten der monokotylen Familie der Helobiae sprechen.

Strasburger[1]) beschreibt die Befruchtung und Endospermentwicklung von *Myosurus minimus*. Seine Abbildungen ähneln sehr den Bildern, denen wir bei *Ranunculus* begegnen, wenn auch damals die Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern noch nicht erkannt war.

---

1) Zellbildung und Zellteilung.

Die Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern wurde für die Ranunculaceen durch Guignard[1]) sichergestellt. Auf das Verhalten der Antipodenzellen, wie es von diesem Autor und von Coulter[2]) geschildert wird, ist ebenfalls noch einzugehen. Die riesenhaften Antipodenzellen von *Aconitum Napellus* werden von Osterwalder[3]) beschrieben, dem es allerdings nicht gelang, die Kopulation der Gametenkerne zu beobachten.

Beginnen wir bei *Ranunculus acer* mit dem Stadium des achtkernigen Embryosackes (Fig. 13, Taf. III), so finden wir in der Samenanlage drei untere einzelne Zellen, die Antipoden, drei obere einzelne Zellen, den Eiapparat und in einem gemeinsamen Protoplasmaschlauch, der eine große zentrale Vakuole besitzt, die beiden sich gegenüberliegenden Polkerne.

In Fig. 14, Taf. III sehen wir die Polkerne einander genähert und bereits im Begriff, miteinander zu verschmelzen. Der Eiapparat unterscheidet sich nicht von dem in Fig. 13 wiedergegebenen. Die beiden sichtbaren der drei Antipodenkerne zeigen jedoch bereits eine beträchtliche Vergrößerung der Zellen sowohl wie der Kerne. In Fig. 15, Taf. III finden wir einen reifen Embryosack (die Nukleolen des Eies und des sekundären Embryosackkernes sind im Schnitt nicht getroffen). Die Synergiden zeigen deutlich ihre Vakuolen, die unterhalb des Kernes liegen; an der Spitze ist der Fadenapparat sehr gut zu sehen, unwillkürlich drängt sich beim Anblick des in die beiden Spitzen auslaufenden Fadenapparates der Vergleich mit einem spitzen Pinsel auf, und wir wissen ja auch[4]), daß die Fadenapparate aus Zellulose bestehende fädige Plasmaprodukte sind, sie haben anscheinend den Zweck, die in die Vakuolen ausgeschiedene, chemotaktisch wirkende Flüssigkeit in die Mikropyle abzuleiten, um dem Pollenschlauch den Weg zu weisen. Der Fadenapparat ist sehr deutlich sichtbar und erhält sich sehr lange, so daß es verwunderlich ist, daß er von Coulter[2]),

---

1) Guignard: La double fécondation chez les Rénonculacées. (Journ. de Botanique, 1901.)

2) Coulter: Contribution to the life history of *Ranunculus*. (Botanical Gazette, 1898.)

3) Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus*. (Flora, 1898.)

4) Habermann: Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. (Beihefte z. bot. Zentralblatt, Bd. XX, 1906.)

Osterwalder[1]) und Guignard[2]) nicht berücksichtigt wurde. Um das Verhalten des Fadenapparates nach der Befruchtung noch kurz anzuführen, so ist hervorzuheben, daß er, wenn das Endosperm mehrschichtig geworden ist und der Embryo, der bei den Ranunculaceen bekanntlich sehr klein bleibt und sich nur langsam entwickelt, bereits aus einer größeren Anzahl von Zellen besteht, noch deutlich zu erkennen ist. Jedenfalls überdauert er die Existenz der andern Bestandteile der Synergiden erheblich. Im älteren Zustande sind bei ihm die einzelnen Fädchen nicht mehr erkennbar, sondern er färbt sich homogen und zeigt nach unten (also nach dem Innern der früheren Synergide) sich ausgefranst. Er bildet gewissermaßen einen Verschluß der Mikropyle.

Wenden wir uns wieder zur Fig. 15. Der Eikern liegt in der Mitte, unterhalb der beiden Synergiden. Der aus den beiden Polkernen hervorgegangene sekundäre Embryosackkern ist sehr groß und zeigt ein deutliches Kernretikulum. Es ist deutlich zu sehen, daß das Zytoplasma der sekundären Embryosackzelle sowohl den Eiapparat als auch die Synergiden an ihren in die Embryosackhöhle hineinragenden Teilen völlig umfaßt. Die Antipoden zeigen sich in unserm Präparat schon zu dieser Zeit außerordentlich vergrößert. In Fig. 16a, Taf. III finden wir das Stadium der Befruchtung; der Eikern befindet sich in Kopulation mit dem einen Spermakern. Dieser zeigt sich sehr stark gefärbt, so daß kaum Einzelheiten zu erkennen sind, doch läßt sich eine Querstreifung feststellen, die auf die in dieser Richtung verlaufenden Chromatinfäden zurückzuführen ist; der Eikern enthält nur ein Kernkörperchen. Von den beiden Synergiden ist die eine bereits völlig desorganisiert, von der andern ist der Kern sichtbar; der Fadenapparat ist in diesem Präparat nicht gut zu erkennen. Der sekundäre Embryosackkern besitzt ein sehr großes Kernkörperchen; die Kopulation dieses Kernes mit dem zweiten Spermakern ist auf dem folgenden Schnitt desselben Präparates (Fig. 16b) zu sehen. Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man den Spermakern mit dem Nukleolus verwechseln, doch geht sowohl aus der Lage des Nukleolus als auch aus der Querstreifung des Spermakerns die Identität beider hervor. Ferner zeigt der ganz homogen gefärbte Nukleolus mit Safranin eine gelblichrote, der Spermakern eine

1) Osterwalder, vgl. Anm. 3, S. 511.

2) Guignard, vgl. Anm. 1, S. 511.

mehr violettrote Färbung. In Fig. 17, Taf. III sehen wir einen anderen sekundären Embryosackkern in Kopulation mit dem Spermakern.

Die Antipoden der Fig. 16 sind nicht median getroffen und zeigen daher nicht ihre volle Größe. Deutlicher ist diese aus Fig. 18, Taf. III zu sehen, wo sich zufällig alle drei Antipoden in demselben Schnitt zeigen. Der „befruchtete" Embryosackkern befindet sich hier bereits in Prophase, er läßt die Chromatinansammlungen gut erkennen und zeigt ferner drei Kernkörperchen.

In Fig. 19, Taf. IV ist die erste Teilung des Embryosackkerns bereits vollendet. Wir sehen, daß sich das Endosperm der Wandung des Embryosackes anlegt. Vom Embryo ist auf diesem Schnitt nichts zu finden, dagegen zeigen sich die Antipoden außerordentlich vergrößert. Dies Wachstum der Antipodenzellen und Antipodenkerne hält noch weiter an. In älteren Endospermen finden wir die Antipoden zu wirklichen Riesenzellen ausgewachsen, wie dies auch von anderen Ranunculaceen in gleicher Weise bekannt ist (s. Osterwalder, Coulter, Guignard). In den größten Kernen ist der Kern anscheinend im Stadium der Prophase; die riesenhaften Chromosomen haben sich herausgesondert und sind miteinander nur noch durch kleine Brücken verbunden, die Kernwand ist häufig aufgelöst oder nicht mehr zu erkennen (Fig. 27 u. 28, Taf. IV). In einigen Fällen ist auch eine Längsspaltung der Chromosomen zu sehen (Fig. 41, Taf. IV). In meinen Präparaten vermochte ich keine Kernteilung der Antipoden zu finden, doch bildet Coulter[1]) derartige mitotische Teilungen für *Hepatica acutiloba* ab. Diese Teilung ist insofern bemerkenswert, als sich hierbei eine übergroße Anzahl von Chromosomen vorfindet und aus der Teilung, wie aus der nebenliegenden Antipodenzelle ersichtlich ist, mehrere Zellkerne entstehen. Es sei darauf hingewiesen, daß Koernicke[2]) bei *Triticum* bereits 1897 bis zu 36 und mehr Antipoden gezählt hat. Also wieder ähnliche Verhältnisse bei Monokotylen und Ranunculaceen. Auch Guignard[3]) bildet zwei Antipodenzellen (bei *Anemone nemorosa*) mit 3 bezw. 4 Kernen ab. Diese Verhältnisse scheinen mir mit den unregelmäßigen Kern-

---

1) Coulter, vgl. Anm. 2, S. 511.

2) Koernicke: Unters. über die Entstehung u. Entwicklung d. Sexualorgane von *Triticum* usw. Inaugural-Dissertation, Bonn 1897.

3) Guignard, vgl. Anm. 1, S. 511.

teilungen der unteren Embryosackkerne bei *Lilium Martagon*[1]) Ähnlichkeiten zu haben, wo es bekanntlich durch eine Längsspaltung der Chromosomen zu einer Verdoppelung der Chromosomen kommt und später eigenartige Deformationen bezw. Desorganisationen der Antipodenkerne auftreten. Während nun bei *Lilium Martagon* die Degeneration der Antipoden besonders vorgeschritten ist, scheint mir der Vorgang bei den Ranunculaceen darauf zu deuten, daß wir hier Übergänge von mehrzelligen Prothallien zu der normalen Dreizahl der Antipodenzellen haben. Jedenfalls scheint mir das Auftreten von Kernteilungen und die riesenhafte Entwicklung der Antipoden darauf hinzudeuten, daß die Antipoden nicht eine rein physiologische Aufgabe zu erfüllen haben, wie es vor allem Westermaier[2]) will, sondern daß sie ihren formativen Aufgaben, wie sie ursprünglich einem vielzelligen Gewebe zukamen, nicht mehr gerecht werden und somit ein rudimentäres Gebilde darstellen.

Doch wenden wir uns wieder zum Endosperm; die Teilung der Kerne folgt auf normalem, mitotischem Wege, wie dies Fig. 29, Taf. IV darstellt, die Teilungen gehen simultan vor sich, doch pflegen sie meist in einer bestimmten Richtung vorzuschreiten, so daß wir nahe beieinander die verschiedensten aufeinander folgenden Stadien finden. Die Abgrenzung der Zellen erfolgt in dem Stadium, wo das Endosperm zweischichtig ist, von der Fläche gesehen zeigt uns Fig. 32, Taf. IV diesen Zustand. Die Kerne des Endosperms zeigen meist drei Nukleolen, um die Kerne herum sind die Vakuolen erfüllt mit Nährstoffen. Obwohl die Zellwände schon völlig ausgebildet sind, bleiben doch die Phragmoplasten noch lange erhalten, so daß man bei bestimmter Einstellung entweder am Rande der Zellen Zellsaftvakuolen erblickt oder die nach allen Richtungen gleichmäßig ausstrahlenden Phragmoplasten. Ab und zu findet man bei den Anaphasen der Kernteilungen, daß ein Chromosom auf jeder Seite etwas nachgeschleppt wird, so daß solche Bilder vielleicht beim oberflächlichen Anblick den Anschein von Amitosen hervorrufen könnten (Fig. 30 u. 31), doch zeigen die Spindelfasern und der ganze Habitus der Kerne deutlich, daß es sich um typische Mitosen handelt.

---

1) Strasburger, vgl. Anm. 4, S. 501.

2) Westermaier: Historische Bemerkungen zur Lehre von der Bedeutung der Antipodenzellen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1898.)

Der Embryo von *Ranunculus acer* bleibt sehr klein und zeigt keine Besonderheiten. Zu erwähnen ist noch, daß man häufig in älteren Stadien (Fig. 24a u. b, Taf. IV) die Reste des Pollenschlauches sieht und zwar stets mit zwei kleinen Kernresten. Man könnte verleitet werden, diese beiden geschrumpften Kernchen für die beiden Spermakerne zu halten (Fig. 20b, 21, 22, Taf. IV), doch zeigt die weit vorangeschrittene Bildung des Endosperms, daß die Befruchtung bereits seit längerer Zeit vor sich gegangen ist. Guignard[1]) hält diese Chromatinklümpchen für Reste des Nukleolus der desorganisierenden Synergide; ich möchte jedoch das eine Kernteilchen als Rest des Synergidenkerns und das andere als den Rest des vegetativen Pollenkerns ansprechen. Eine gleiche Deutung gibt Strasburger[2]) den beiden Kernresten, z. B. bei einer Abbildung der Befruchtung von *Urtica dioica.* Was mich insbesondere zu dieser Annahme führt, ist das regelmäßige Vorkommen von zwei derartigen Körperchen; auch zeigen einige Präparate (Fig. 20b, 21, Taf. IV), daß es sich nicht um vollkommen homogene Degenerationsprodukte handelt, sondern sie lassen noch Strukturen erkennen, die denen der Spermakerne im Augenblick der Kopulation gleichen. Endlich sei noch die Angabe von Osterwalder[3]) erwähnt, daß er bei *Aconitum Napellus* neben dem Embryo noch Synergidenembryonen gefunden habe, diese Angabe dürfte dahin richtig zu stellen sein, daß es sich um Polyembryonie gehandelt hat, wie ja auch Coulter[4]) bei *Ranunculus septentrionalis* mehrere Embryosackanlagen in einer Samenanlage beobachtet hat. Auch bei Winkler[5]) finden wir keine Mitteilungen über ein derartiges Verhalten der Synergiden bei den Ranunculaceen.

Endlich sind noch die bei *Ranunculus* auftretenden Kernverschmelzungen im Endosperm zu erwähnen; sie erfolgen keineswegs regelmäßig, sondern finden sich fast nur in der Nähe der Antipoden. Die Kernverschmelzungen finden in solchen Zellen statt, die sich bereits durch eine Zellwand abgegrenzt hatten und in denen dann durch eine mitotische Teilung zwei Kerne entstanden, ohne daß es zur Ausbildung einer Scheidewand gekommen wäre. Sie

1) Guignard, vgl. Anm. 1, S. 511.

2) Strasburger: Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1910.)

3) Osterwalder, vgl. Anm. 3, S. 511.

4) Coulter, vgl. Anm. 2, S. 511.

5) Winkler: Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. (Jena 1908.)

gehören also in die gleiche Kategorie, wie die von Nemec bei *Ranunculus ficaria* usw. beschriebenen. Es handelt sich also in diesen Fällen um syntriploide Kerne. In solchen Schnitten, die gleichzeitig die vergrößerten Antipoden zeigen, sieht man genau, daß die Kernverschmelzungen in den an die Antipoden angrenzenden Zellen ihren Anfang nehmen (Fig. 41, Taf. IV).

Die Verschmelzungsprodukte zeigen einen ganz unregelmäßigen Umriß und gehen z. T. auch bald zur Desorganisation über. In Fig. 37, Taf. IV ist der seltene Fall einer Kernverschmelzung in der Nähe der Mikropyle abgebildet, die näheren Verhältnisse, die zu dieser Verschmelzung geführt haben, ließen sich nicht feststellen. Daß es sich in den letztgenannten Fällen um Kernverschmelzungen und nicht um Amitose handelt, geht daraus hervor, daß sich der Ursprung der zweikernigen Stellen in der Nähe der Antipoden mit Sicherheit auf eine vorhergegangene mitotische Teilung zurückführen läßt; es unterbleibt nur die Ausbildung der jungen Zellmembran zwischen den Kernen, was ja bei der Anlage des Endosperms in derselben Weise unterbleibt.

Als Ergebnis meiner Untersuchungen möchte ich demgemäß anführen, daß es mir gelungen ist, den bestimmten Nachweis für das Vorkommen von amitotischen Kernteilungen bei höheren Pflanzen zu erbringen. Die amitotischen Teilungen verlaufen in unserem Beispiele simultan, wie es ja auch bei den mitotischen Teilungen des Endosperms der Fall ist. Diese Amitosen führen nicht zur Bildung neuer Zellen. Der Anreiz zur amitotischen Teilung scheint in dem vorausgegangenen Riesenwuchs der Endospermkerne gegeben zu sein.

Kernverschmelzungen kommen im Endosperm von *Ranunculus acer* nur dann vor, wenn infolge Ausbleibens der Scheidewandbildung einige Zellen zweikernig geblieben sind. Dieser Fall tritt fast ausschließlich nur in der Umgebung der Antipoden ein.

Bemerkenswert sind ferner die riesenhaften Antipoden, die anscheinend in das Stadium der Prophase eintreten. Teilungen der Antipodenzellen wurden nicht beobachtet, erscheinen aber nicht ausgeschlossen.

Die Befruchtung zeigt bei *Ranunculus acer* keine besonderen Eigentümlichkeiten; hervorzuheben ist, daß der Fadenapparat der Synergiden sehr lange erhalten bleibt und vielleicht nach der Befruchtung als Verschluß der Mikropyle Verwendung findet.

Figuren-Erklärung.

Ranunculus acer.

Tafel III.

Fig. 1. Längsschnitt durch den unteren Teil der Samenanlage. Die Riesenkerne des Endosperms zeigen unregelmäßige Umrisse. Ihre gegenseitige Lage läßt erkennen, welche Teilungen vorhergegangen sind. Das Zytoplasma des Endosperms ist wabig aus der großen Antipodenzelle fadig differenziert. Das Chromatin des Antipodenkerns bildet eine dichte Masse und läßt um den Nukleolus einen Hof erkennen. 750 mal.

Fig. 2. Flächenansicht des Endosperms mit Riesenkernen. Die Kerne haben sich vorher amitotisch geteilt und lassen durch ihre gegenseitige Lage erkennen, aus welchem Mutterkern sie hervorgegangen sind. Gleichzeitig sieht man zwei kleinere Kernchen, die durch Abschnürung bei der Teilung entstanden sind. 140 mal.

Fig. 3. Zwei Riesenkerne nach der amitotischen Teilung. Es sind noch die zum Teil eingezogenen Kernbrücken zu sehen, ferner ein abgeschnürter kleinerer Kern. 750 mal.

Fig. 4. Unterer Teil des Endosperms mit Riesenkernen und einer Amitose. Die unregelmäßige Form der Riesenkerne fällt sehr auf. Jeder Riesenkern enthält eine größere Anzahl von Nukleolen. Im übrigen liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei Fig. 1. 750 mal.

Fig. 5. Flächenansicht des Endosperms mit zwei Amitosen und mehreren durch Amitose geteilten Riesenkernen. 140 mal.

Fig. 6. Die zwei oberen Riesenkerne der vorigen Figur in amitotischer Teilung. Das Präparat kann als Typus für eine Amitose gelten, man sieht deutlich die einzelnen Kernbrücken, die noch die Verbindung zwischen den beiden Tochterkernen bilden und zum Teil schon eingezogen sind. Bei dem einen Kern sieht man zwei abgeschnürte Teilkernchen. Es ist zu erkennen, daß das Plasma sich nicht an der Dynamik der Teilung beteiligt. Die Teilungsprodukte werden, wie aus den verschiedenen Ansichten der Tochterkerne hervorgeht, gleich groß. Im Schnitt sind natürlich die riesenhaften Kerne nicht gleichzeitig median getroffen. 750 mal.

Fig. 7. Eine Mitose in der Nähe der Antipoden. Die Teilung scheint ungleiche Teilungsprodukte zu liefern, was aber auf die Schnittrichtung zurückzuführen sein dürfte. 750 mal.

Fig. 8. Amitosen der Riesenkerne mit den Resten der Kernbrücke und zwei abgeschnürten Kernchen. Es ist deutlich zu sehen, aus welchen Kernbrücken diese beiden Kernchen sich abgeschnürt haben. 750 mal.

Fig. 9. Tochterkerne der Riesenzellen nach amitotischer Teilung zeigen das Verhalten der Nukleolen, die sich gleichfalls in ähnlicher Weise wie die Riesenkerne teilen. 750 mal.

Fig. 10. Amitotische Teilung der Riesenkerne im Endosperm bei beginnender Degeneration. Die Färbung ist weniger intensiv. Die Kerne sind zum Teil vergrößert und führen entsprechend weniger Nukleolen, die Chromatinverteilung ist viel weniger dicht. 750 mal.

Fig. 11. Wie Fig. 10. 750 mal.

Fig. 12. Die Degeneration ist bereits weiter fortgeschritten, trotzdem hatte der Kern noch eine amitotische Teilung eingeleitet. 750 mal.

Fig. 13. Achtkerniger Embryosack. Die Antipodenkerne besitzen noch ihre normale Größe. 750 mal.

Fig. 14. Verschmelzungen der Pollenkerne. Die Antipoden bereits etwas vergrößert. 750 mal.

Fig. 15. Reife Samenanlagen. Die Synergiden zeigen einen gut ausgebildeten Fadenapparat und je eine Vakuole. Die Kerne liegen oberhalb der Vakuolen. Der Eikern und sekundäre Embryosackkern zeigen in dem vorliegenden Schnitt keine Kernkörperchen, da sie nicht getroffen sind. Von den bereits sehr stark vergrößerten Antipoden sind zwei zu sehen. 750 mal.

Fig. 16 a. Befruchtung. Kopulation des Spermakerns mit dem Eikern. Degeneration der einen Synergide. Der Kern der anderen Synergide ist erhalten geblieben. 750 mal.

Fig. 16 b. Der auf Fig. 16 a folgende Schnitt zeigt die Kopulation des Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern; der Nukleolus des sekundären Eisackkerns ist in Fig. 16 a zu sehen. Die Spermakerne sind daran zu erkennen, daß sie nicht homogen gefärbt sind wie die Nukleolen. 750 mal.

Fig. 17. Kopulation des einen Spermakerns mit dem sekundären Eisackkern aus einem anderen Präparate. 750 mal.

Fig. 18. Sekundärer Embryosackkern mit drei Nukleolen nach der Befruchtung in Prophase. Darunter die drei Antipoden, die jedoch nur peripher getroffen sind. 750 mal.

Tafel IV.

Fig. 19. Zweikerniges Endosperm. Die Antipoden haben bereits eine bedeutende Größe angenommen und zeigen, daß sich das Chromatin hauptsächlich peripher geändert hat, während der Nukleolus sich in der Mitte befindet. 750 mal.

Fig. 20 a. Schnitt durch das einschichtige Endosperm; unten eine der vergrößerten Antipoden, oben der einzellige Embryo sichtbar. 140 mal.

Fig. 20 b. Der Eisack stark vergrößert. Ein Synergidenkern ist noch erhalten geblieben. Im Pollenschlauch Reste zwei degenerierter Kernchen. 750 mal.

Fig. 21. Ein gleiches Stadium wie Fig. 20 b. 750 mal.

Fig. 22. Ebenfalls. Seitlich des befruchteten Eies sieht man zwei Endospermkerne in Prophase. 750 mal.

Fig. 23. Die Überreste des Fadenapparates bei einem mehrkernigen Embryo. Dazwischen ein kleines Kernchen, wahrscheinlich von der zweiten Synergide. 750 mal.

Fig. 24 a. Pollenschlauchreste mit zwei degenerierten Kernchen und Reste des Fadenapparates. 750 mal.

Fig. 24 b. Dazu gehöriger zweikerniger Embryo. 750 mal.

Fig. 25 a. Schnitt durch das einschichtige Endosperm. 75 mal.

Fig. 25 b. Der obere Teil der gleichen Samenanlage mit dem Embryo. 75 mal.

Fig. 25 c. Der Embryo stärker vergrößert. Die unteren Zellen des Embryo in Teilung. 750 mal.

Fig. 26. Mehrzelliger Embryo, der noch an der Mikropyle die Reste des Fadenapparates erkennen läßt. 750 mal.

Fig. 27. Eine der Riesenantipoden. Die Kernwand ist geschwunden. Die einzelnen Chromosome sind erkennbar, zum Teil noch durch feine Brücken miteinander verbunden. 750 mal.

Fig. 28. Zwei Antipoden entsprechend Fig. 27. 750 mal.

Fig. 29. Mitosen des Endosperms. Das Präparat entstammt einem Präparat mit zweischichtigem Endosperm. 750 mal.

Fig. 30. Telephase aus dem Endosperm, in dem beide Tochterkerne und je ein Chromosom etwas zurückgeblieben ist. Die Ausbildung des Phragmoplasmas zeigt, daß es sich um eine echte Mitose handelt. 750 mal.

Fig. 31. Das gleiche wie Fig. 30. 750 mal.

Fig. 32. Flächenansicht des Endosperms im Stadium des zweischichtigen Endosperms. Die Kerne besitzen mehrere Nukleolen. Um die Kerne herum sind die Nährstoffe gelagert. Bei hoher Einstellung sieht man die persistierenden Phragmoplasten, bei höherer Einstellung (oberer Teil der Figur), daß die Zellen schon völlig abgegrenzt sind. 750 mal.

Fig. 33. Endospermkern zu Beginn des Riesenwachstums zeigt zum Teil eine Längsspaltung des Kernfadens und ein einzelnes größeres Kernkörperchen. 750 mal.

Fig 34. Riesenkern (benachbart dem Kern Fig. 33). Es sind mehrere Nukleolen zu sehen, sowie pseudopodienartige Fortsätze. Das Chromatin bildet eine dichte gekörnte Masse. 750 mal.

Fig. 35. Wie Fig. 34. 750 mal.

Fig. 36. Wie Fig. 34. 750 mal.

Fig. 37. Kernverschmelzung in der Nähe der Mikropyle. Es sind noch einzelne Kerne erkennbar. 750 mal.

Fig. 38. Zweikernige Zellen in der Nähe der Antipoden. 750 mal.

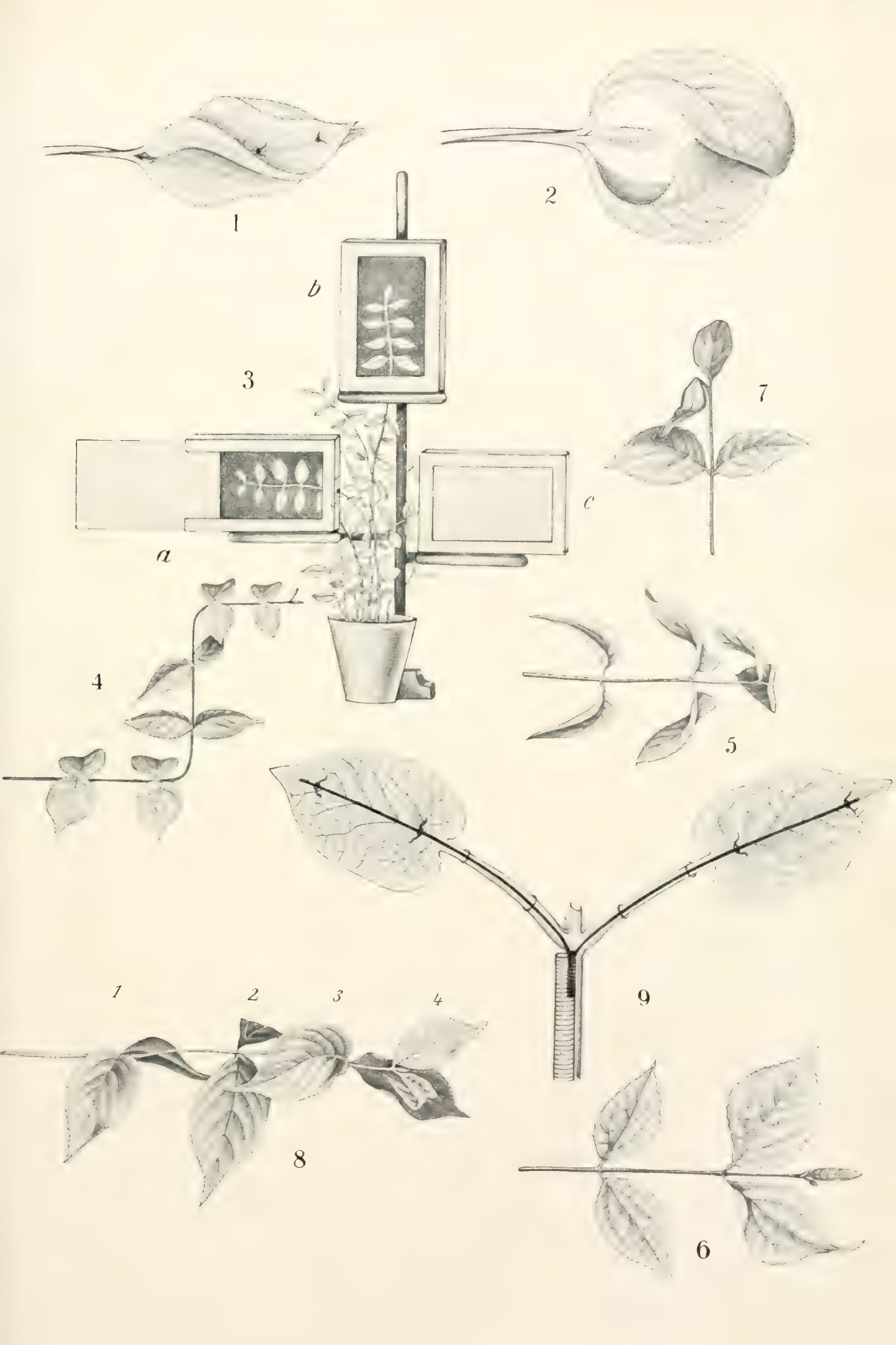
Fig. 39. Kernverschmelzung in der Nähe der Antipoden. 750 mal.

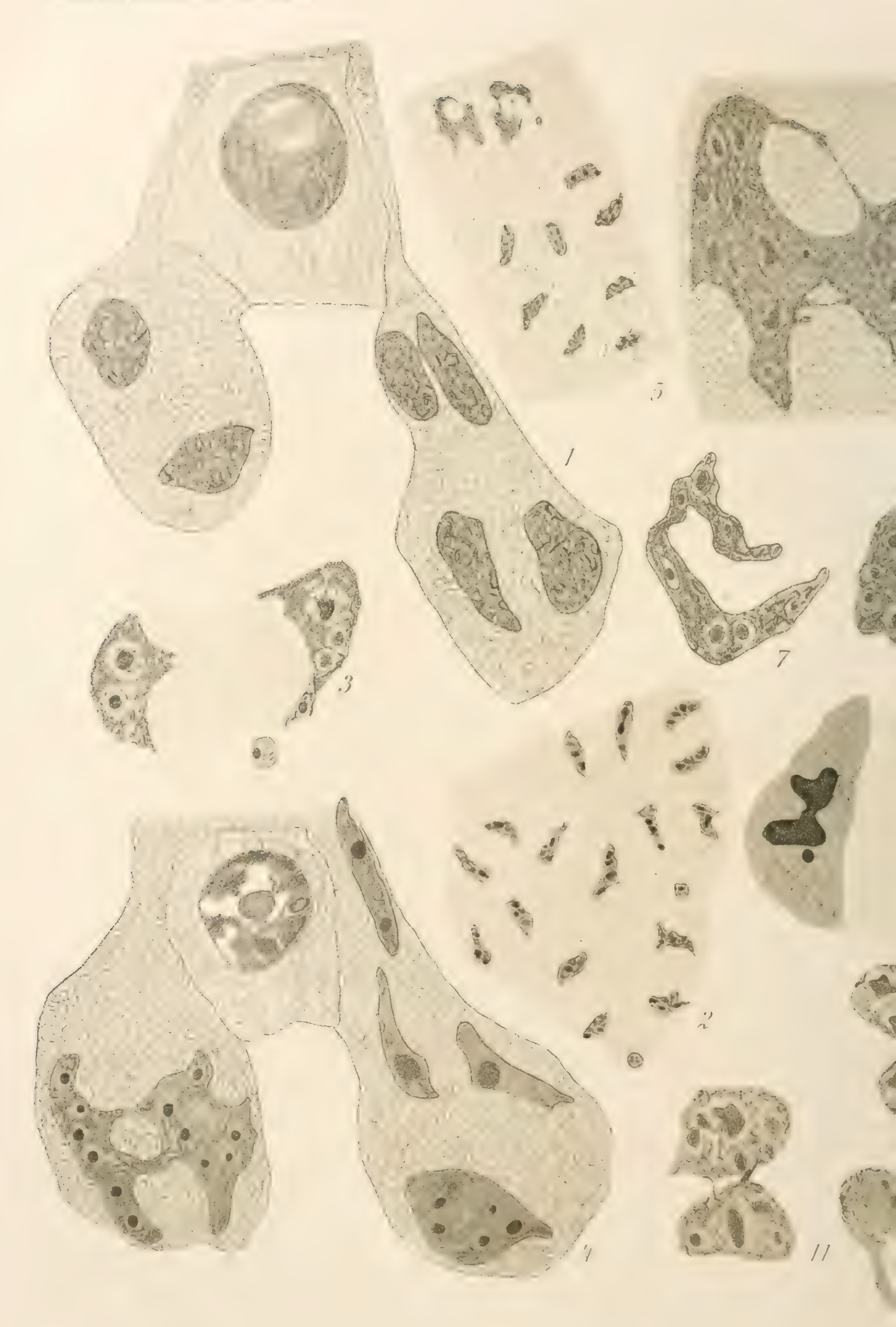
Fig. 40. Wie Fig. 39. 750 mal.

Fig. 41. Antipoden mit mehreren Zellen, in denen Kernverschmelzungen stattfinden. Man erkennt zum Teil, daß es sich um vorher zweikernige Zellen handelt. Die Chromosomen des Antipodenkerns haben anscheinend eine Längsspaltung erfahren. 750 mal.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band LV.

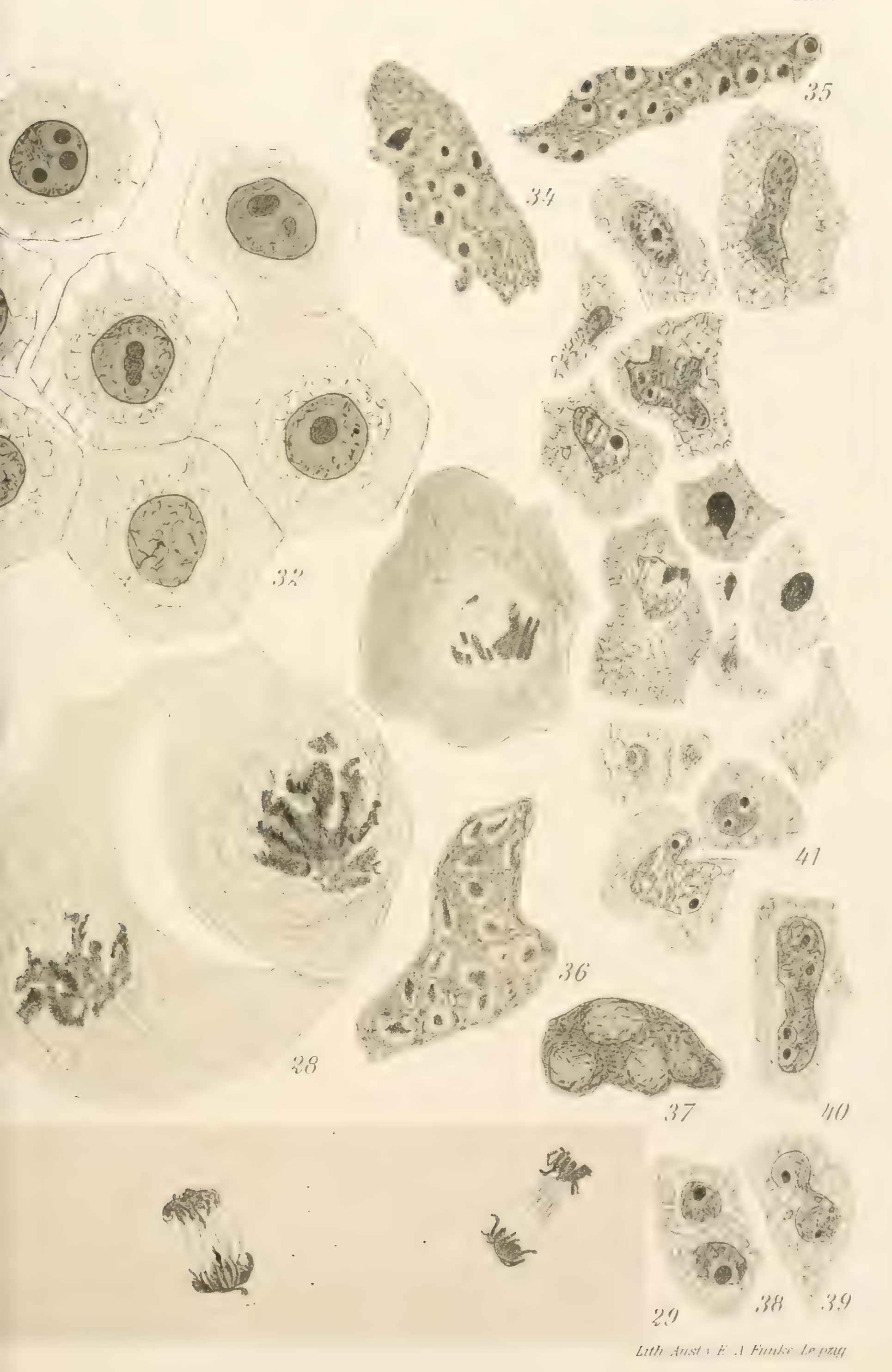

1
2
b
3
7
a
c
4
5
9
1
2
3
4
8
6


5
1
7
3
2
4
11

Taf. III.




23
24a
25b
25a
31
24b
25c
33
26
27
19
22
20b
30
20a
21



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer

Professor an der Universität Leipzig

Fünfundfünfzigster Band. Viertes Heft.

Mit 50 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1915

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 26. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Oktober 1915.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 10 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag, falls ein solcher gewünscht wird, 3 Mk. 50 Pfg. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Anatomische Untersuchungen über die Jahresringbildung von Tectona grandis.

Von

Fritz Geiger.

Mit 28 Textfiguren.

Die Frage nach den Ursachen der Periodizität des Wachstums, wie sie in der Ausbildung eines mehr oder weniger scharf abgegrenzten Jahresringes zum Ausdruck kommt, ist bis heute noch nicht völlig einwandfrei beantwortet. Soviel scheint festzustehen, daß die Tätigkeit des Kambiums, welche sich in der Entstehung verschieden beschaffener Zellen ausspricht, von verschiedenen Faktoren beeinflußt wird. Als durchgreifendes Merkmal für die Ausbildung von Jahresgrenzen sind die Streckungsverhältnisse des Frühlings- und Herbstholzes anzusehen. In dieser Beziehung verdienen die Arbeiten Wielers (1893, 1898) genannt zu werden, dem es bei der Buche und dem Ahorn gelungen ist, an Stelle von Frühlingsholz Herbstholz zu erzeugen. Hierin erblickt er eine Stütze für seine wiederholt dargelegte Ansicht, daß die Streckung der Elemente „vorwiegend von den im Kambium herrschenden Feuchtigkeitsverhältnissen abhängt". Überhaupt dürfte Wieler auf Grund seiner zahlreichen experimentellen Untersuchungen zu der Annahme berechtigt sein, den in den Streckungsverhältnissen hervortretenden Unterschied zwischen Frühlings- und Herbstholz auf Unterschiede in den aus mehreren Faktoren bestehenden Ernährungsverhältnissen des Kambiums zurückzuführen. Schwarz (1899) bestreitet, daß diese Ernährungsverhältnisse allein maßgebend sind für die Streckung der Elementarorgane und glaubt für diese Erscheinung neben anderen Einflüssen insbesondere die Anpassung des Wachstums an die äußeren mechanischen Ansprüche verantwortlich machen zu müssen, wobei in erster Linie den auf die Kambialregion einwirkenden longitudinalen Druckkräften eine entscheidende Rolle zuzusprechen

sei. Ich muß es mir hier versagen, auf die verschiedenen anderen bisher über die Jahresringbildung aufgestellten widerspruchsvollen Theorien näher einzugehen. Sie sind in Ursprungs (1900) „Beiträge zur Anatomie der Jahresringbildung tropischer Holzarten“, in historischer Reihenfolge geordnet, zusammengestellt. Ursprung kommt zu dem Schlusse, „daß es bis jetzt nicht gelungen ist, eine allgemein gültige und einer scharfen Kritik standhaltende Theorie aufzustellen“, und macht darauf aufmerksam, daß die Tatsachen, auf welche alle Hypothesen aufgebaut wurden, durch Untersuchungen an Bäumen unserer temperierten Zone erhalten worden sind. Im Hinblick auf die bis jetzt an Tropenhölzern gemachten Beobachtungen sollen wir annehmen, „daß die Periodizität des Dickenwachstums durch innere Gründe verursacht sei und durch den heutigen Stand der Wissenschaft nicht erklärt werden könne“. Klebs (1914) hat die Frage nach den Bedingungen der Jahresringbildung eingehend besprochen; er kommt zu dem Resultat, daß schon heute zahlreiche Erfahrungen vorliegen, die die Abhängigkeit der Ringbildung von den äußeren Faktoren beweisen. Nach Klebs ist die Annahme rein innerer Gründe unberechtigt, wenn auch die Bedeutung der einzelnen Wachstumsfaktoren für die Ringbildung noch nicht klar erkannt worden ist. Ursprung hat sich (1904) in einer „Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen“ betitelten Arbeit diesem Problem aufs neue zugewendet, indem er die Zuwachszonen einiger auf Java vorkommenden Holzarten einer eingehenden anatomischen Betrachtung unterzog. Zur Untersuchung lagen ihm Stamm- bezw. Aststücke vor, und zwar von jeder Spezies jeweils ein Exemplar aus Buitenzorg (West-Java) und ein solches aus Ost-Java. Der Fortschritt gegenüber den früheren Beobachtungen bestand nun wesentlich darin, daß Vertreter derselben Spezies miteinander verglichen wurden, die in klimatisch scharf voneinander getrennten Gegenden gewachsen waren. „Während in Buitenzorg das Klima gleichmäßig ist und eine deutliche Trockenperiode nicht vorkommt, so weist Ost-Java einen scharfen Unterschied auf zwischen einer trockenen und einer nassen Jahreszeit.“ Während in Buitenzorg die Krone nie ganz kahl wird, so ist in Ost-Java der Blattfall ein vollständiger. Dementsprechend ließen die makroskopisch sichtbaren Zuwachszonen der geglätteten Scheiben ganz auffallende Unterschiede erkennen: undeutliche, unregelmäßige und häufig unvollständige Zonenbildung in Buitenzorg, scharf abgegrenzte und äußerst regelmäßige, vollständige Ringe in

Ost-Java. Ebenso starke Differenzen zeigte auch der anatomische Bau der Grenze. Von den untersuchten sechs Arten war die Zonenbildung bei *Tectona grandis* „weitaus am schärfsten und vollständigsten". Diese von Ursprung festgestellte Tatsache, daß beim Übergang von West-Java nach Ost-Java die Schärfe und Vollständigkeit der Zonen zunimmt, kann ich an den von mir untersuchten Querscheiben von *Tectona grandis* ebenfalls bestätigen. Es soll ja die Aufgabe vorliegender Arbeit sein, an der Hand eines umfangreichen und ausgewählten Materials auf die bedeutenden Unterschiede hinzuweisen, welche sowohl die makroskopische Betrachtung, als auch die nähere anatomische Untersuchung der verschiedenen Querscheiben ergab. Das reichhaltige Untersuchungsmaterial wurde mir von Herrn Professor Klebs zur Verfügung gestellt, welcher gelegentlich seines Aufenthaltes in Java im Winter 1910—11 durch die freundliche und anerkennenswerte Vermittelung des Hauptinspektors des niederländisch-indischen Forstwesens, Herrn Salverda, eine große Anzahl von aus verschiedenen Gegenden Ost- und West-Javas stammenden Exemplaren des berühmten und technisch so äußerst wertvollen Teakholzes erhalten hatte. Dem Herrn Hauptinspektor Salverda sowie allen denjenigen Herren Oberförstern, die durch ihr liebenswürdiges Entgegenkommen zu dem Zustandekommen der Sammlung beigetragen haben, sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Die Querscheiben wurden alle nahe der Basis der Stämme entnommen und mit Zeichen versehen, welche nebst Angaben über Alter, Blattfall, Standort und Beschaffenheit des Bodens in Listen eingetragen wurden; diese Listen werde ich bei der Besprechung der einzelnen Hölzer wiedergeben.

Ehe ich aber mit der genaueren Beschreibung der letzteren beginne, dürfte es hier angebracht sein, in Kürze zu erwähnen, was bis jetzt über *Tectona* bekannt ist. Über den praktischen Nutzen des wegen seiner technischen Eigenschaften so sehr geschätzten Holzes liegt eine ziemlich ansehnliche Literatur vor, auf die ich hier nicht näher eingehen kann. In anatomischer Hinsicht dagegen sind die Angaben äußerst spärlich. Ich führe zunächst einige Bemerkungen Gambles (1881, S. 283) an: „das Splintholz ist weiß und schmal, das Kernholz hat, frisch geschnitten, einen angenehmen, stark aromatischen Wohlgeruch und eine schöne dunkelgoldgelbe Farbe, welche nach einiger Zeit bald in ein scheckiges Dunkelbraun mit dunkleren Streifen übergeht. Das Holz ist mäßig

hart (moderately hard), außerordentlich dauerhaft und stark, schrumpft und verzieht sich nicht, läßt sich leicht verarbeiten und gut glätten. Die Jahresringe sind deutlich markiert durch größere und zahlreichere Gefäße im Frühholz. Die Gefäße sind meist vereinzelt, diejenigen der Innenseite jedes Ringes sind weit, diejenigen des äußeren Teiles von mäßiger Größe (moderate-sized) und schmal. Die Markstrahlen sind kurz, mäßig breit und gleichweit entfernt; der Abstand zwischen den Markstrahlen entspricht ungefähr dem Querdurchmesser der größten Gefäße. Die Gefäße sind bisweilen mit einer weißen Masse erfüllt. Das Mark ist groß und viereckig."

Nach Gamble ist es ohne Zweifel, daß es sich bei *Tectona* um Jahresringe handelt („The concentric rings, which are so marked in the wood of Teak correspond each to one year's growth"). Das von Gamble untersuchte Material entstammte den Teakwäldern Indiens. Die Anzahl der auf den geglätteten Querscheiben gezählten Ringe stimmte bis auf wenige Ausnahmen mit dem Alter der Bäume überein.

Anatomisch ist *Tectona* eingehender von Moeller (1876) und Ursprung (1904) untersucht worden. Moellers mikroskopische Befunde lauten folgendermaßen: „Die feinen Markstrahlen sind einander sehr genähert und aus der geradlinigen Richtung meist abgelenkt. Die Poren sind groß und erscheinen, weil sie ausgefüllt sind, hell auf dunkelbraunem Grunde. Der Inhalt der Gefäße, der Parenchymzellen und Markstrahlen, anscheinend eine harzige Masse, ist dunkel gefärbt gegenüber dem hellen Grundgewebe aus Libriform. Die Gefäße, 0,15 mm weit und stark verdickt, stehen häufig isoliert, oder es schließen sich in radialer Richtung einige kleinere Gefäße an ein größeres an. Sie sind fast ausnahmslos von Stopfzellen erfüllt, die, nur in Trümmern vorhanden, das Material zu dem eben erwähnten harzigen Inhalt geliefert zu haben scheinen. Die Seitenwände haben breit-elliptische Tüpfel. Unmittelbar angelagert finden sich Parenchymzellen in geringer Menge, welche wenig breiter und weitlichtiger sind als das Libriform. Dieses besteht aus 0,018 mm breiten Fasern, von denen viele durch mehrere feine Scheidewände gefächert sind. Die Markstrahlen bestehen aus 1—3 Reihen stark gestreckter, im allgemeinen weitlichtiger Zellen."

Folgende Angaben Ursprungs stimmen mit meinen Beobachtungen vollständig überein, weshalb ich sie hier auch anführen will: „Das weitlumige, dünnwandige Libriform zeigt, besonders an radialen Längsschnitten, beinahe vertikal gestellte Spaltentüpfel, welche

einen kleinen, oft kaum sichtbaren Hof besitzen. Es ist durch Querwände gefächert. Das englumige, dickwandige Libriform ist gleich gebaut. Die Gefäße stehen meist einzeln. Der Querschnitt einzelner Gefäße ist in der Regel elliptisch, mit radial gestellter großer Achse. Ihre Wände sind dicht mit Tüpfeln besetzt, mit rundlichem Hof und horizontaler, spaltenförmiger Mündung; die Perforationen sind einfach. Bei der Angrenzung an Parenchym enthalten die Wandungen einseitig behöfte Tüpfel. Das Parenchym in der Umgebung der Gefäße ist kaum mächtiger als eine Zellschicht, mit Ausnahme der Zuwachsgrenze, an der sich Parenchymbänder befinden. Die Markstrahlen bestehen im Tangentialschnitt aus ziemlich gleich gebauten Zellen.“ Nach Moeller und Ursprung sind die Markstrahlen höchstens dreireihig.

Aus den obigen Zitaten geht hervor, daß der Holzkörper von *Tectona grandis* aus folgenden Elementarorganen zusammengesetzt ist: den Gefäßen, dem Holzparenchym, den Markstrahlen und dem die Grundmasse des Holzes bildenden Libriform. Die von den genannten Autoren als Libriform bezeichneten Elemente sind aber im Einklang mit der in der „Mikrographie des Holzes“ von Moll und Jansonius (1906) gegebenen Definition als typische parenchymatische Elemente aufzufassen. Das Lumen der Ersatzfasern sämtlicher von mir untersuchten Hölzer war derart mit Stärke erfüllt, daß an der Zugehörigkeit dieser Fasern zu den Elementen des parenchymatischen Systems nicht gezweifelt werden konnte. Es dürfte hier am Platze sein, auf die in dem eben genannten Werke gegebene Einteilung der das Holz aufbauenden Gewebearten einen flüchtigen Blick zu werfen. Danach werden im Holz drei verschiedene Gewebearten unterschieden:

1. Elemente des trachealen Systems (Gefäße und Tracheiden).
2. Elemente des Libriforms (einfache und gefächerte Libriformfasern).
3. Elemente des parenchymatischen Systems (Holzparenchym, Ersatzfasern und Markstrahlen).

Beim Holzparenchym wird das in tangentialen Bändern gelagerte Parenchym als „metatracheales Holzparenchym“ und das um die Gefäße gruppierte als „paratracheales Holzparenchym“ bezeichnet. Der Fall, daß die Ersatzfasern wie bei *Tectona* gefächert sind, ist bei Moll und Jansonius unter der betreffenden Abteilung nicht angegeben. Wir haben es also bei *Tectona grandis* nur

mit Elementen des trachealen und parenchymatischen Systems zu tun. Libriform im Sinne obiger Gliederung ist folglich nicht vorhanden. Da aber die Wände der Ersatzfasern immerhin etwas stärker verdickt sind, als die der anderen parenchymatischen Elemente, so ist der Ausdruck „Libriform“, mit dem doch wesentlich der Begriff der Festigung verbunden ist, nicht ganz ungerechtfertigt.

Es ist nun zunächst von Interesse zu wissen, wie der anatomische Bau eines Jahresringes normalerweise beschaffen ist. Der Beginn einer Vegetationsperiode ist charakterisiert durch ein mehrschichtiges, tangentiales Parenchymband, welches makroskopisch als helle Linie sichtbar ist und die ringförmige Zeichnung verursacht. In diesem Parenchymband sind, in konzentrischer Zone gelagert, zahlreiche große Gefäße eingebettet. Der übrige und größte Teil des Ringes besteht aus Ersatzfasern und Gefäßen; Holzparenchym umgibt letztere nur in Form eines einschichtigen, nicht immer geschlossenen Mantels. Jenen Teil des Ringes, welcher auf das Parenchymband folgt und durch die nächste Grenze abgeschlossen wird, kann man hinsichtlich der Größe der Gefäße, der Lumenweite und Wanddicke der Ersatzfasern in drei Zonen gliedern, von denen jeder etwa ein Drittel der gesamten Ringbreite zukommt. Die erste, direkt auf das Parenchymband folgende, enthält große Gefäße, deren Querdurchmesser kaum nennenswert verschieden ist vom Querdurchmesser der im Parenchymstreifen gelagerten Gefäße; die Ersatzfasern sind weitlumig und verhältnismäßig dünnwandig. Diese Schicht darf man also noch zum „Frühholz“ rechnen. In der nächsten, mittleren Schicht werden die Gefäße schon ziemlich kleiner und halten in ihrem Querdurchmesser etwa die Mitte zwischen den Gefäßen der vorhergehenden und der folgenden Schicht; dasselbe gilt für die Lumenweite und Wanddicke der Ersatzfasern. Die letzte, als „Spätholz“ zu bezeichnende Schicht enthält kleine Gefäße und englumige, gewöhnlich etwas stärker verdickte Ersatzfasern. Sehen wir von der Wandverdickung der Ersatzfasern ganz ab und fassen wir nur die durch die Lumenweite gekennzeichneten Streckungsverhältnisse ins Auge, so lassen sich deutlich vier verschiedene Schichten voneinander trennen. Die erste ist das weitlumige Parenchymband mit den ringförmig gruppierten größten Gefäßen; die zweite, mit ebenfalls großen Gefäßen und weitlumigen Ersatzfasern, bildet mit der ersten zusammen das Frühholzgewebe; die dritte Schicht vermittelt den Übergang zwi-

schen der vorhergehenden und der nachfolgenden Schicht; die Elemente sind in ihr nur mittelmäßig gestreckt. Die vierte Schicht ist das „Spätholz" mit kleinen, im Querdurchmesser stark verkürzten Gefäßen und englumigen Ersatzfasern. Die Gefäße neigen vorwaltend zu radialer Streckung, während die Ersatzfasern im allgemeinen keine bestimmte Streckungsrichtung bevorzugen.

Die erste Schicht bildet das charakteristische, spezifische Merkmal der Grenze. Die zweite Schicht besitzt den Hauptanteil an der Bildung des gesamten „Frühholzes". Für beide Schichten zusammen wird man nach Klebs (1914, S. 89) am besten den Ausdruck „Weitholz" anwenden. Die typische Spätholzschicht soll dementsprechend mit „Engholz" bezeichnet werden.

Die folgenden Untersuchungen werden zeigen, welche Verschiedenheiten in der Ausbildung und Verteilung der Elementarorgane bei den einzelnen Hölzern bestehen. Ganz besonders wurde dabei der anatomische Bau der Zuwachsgrenzen berücksichtigt. Über die wechselnde Beschaffenheit derselben werden zahlreiche Tabellen und Figuren näheren Aufschluß geben. Die in den Tabellen angeführten Zahlen stellen die Mittelwerte einer umfangreichen Anzahl von Messungen dar; die mikroskopischen Zeichnungen wurden möglichst genau mit dem Zeichenprisma mit starker Vergrößerung entworfen. Es schien mir außerdem von Wichtigkeit, den Gang der Jahresringbreite in übersichtlichen Tabellen zur Anschauung zu bringen.

Das gesamte Untersuchungsmaterial zerfällt in zwei Hauptgruppen:

I. Hölzer aus Ost-Java.
   1. Äußerstes Ost-Java (113° östl. Länge von Greenwich, Anpflanzung Petoeng).
   2. Ost-Java (111° östl. Länge von Greenwich), weiterhin als Mittel-Java bezeichnet.
      a) **W**-Hölzer (Ausläufer des Vulkans Lawoe),
      b) **R**-Hölzer } (nördl., nordwestl. und nordöstl. von
      c) **P**-Hölzer } Ngawi).

(Siehe Tabelle I.)

II. Hölzer aus West-Java (107° östl. Länge von Greenwich).

(Siehe Tabelle II und Fig. 20.)

Ich wende mich nun zur Beschreibung der einzelnen Querscheiben und beginne mit den aus dem äußersten Ost-Java stammenden Hölzern. Es liegen vier Exemplare aus der Anpflanzung Petoeng (113° östl. Länge von Greenwich) vor. Karte (Fig. 1) orientiert über die geographische Lage dieser Gegend. Petoeng ist nahe den südwestlichen vulkanischen Ausläufern des Semeroe- und nördlich des Zuider-Gebirges gelegen. Letzteres fällt nach Norden in der Richtung nach Petoeng von 613 m auf ca. 300 m

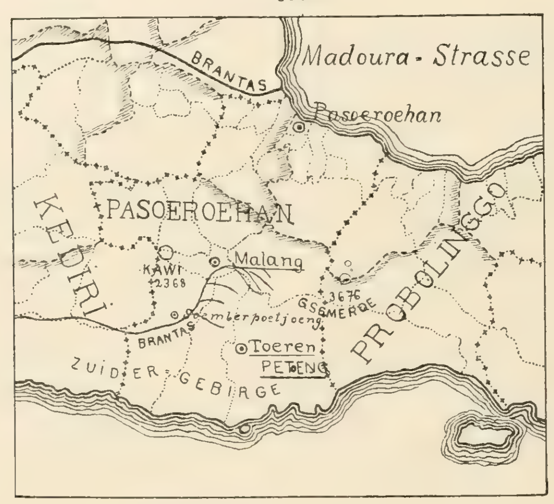


Fig. 1.
Karte des äußersten Teiles von Ost-Java östl. Länge 113° von Greenwich. Semeroe ist der höchste Vulkan Javas (3676 m). $^2/_3$ verkleinert.

ab. Der Boden besteht der Hauptsache nach aus See- und Flußablagerungen und ist mit vulkanischem Gestein untermischt. Das Zuider-Gebirge besteht aus Jungtertiär mit Kalkschichten.

Jedem Holzmuster von Petoeng war ein Zettel mit folgenden Bemerkungen angeheftet: Anpflanzung Petoeng, Grundstück gelegen auf dem nördlichen Abhang des Zuider-Gebirges, geschützt gegen Einfluß von Seewinden. Höhe über dem Meere ca. 300 m. Regenfallziffern sind für dieses Grundstück nicht bekannt, sie stimmen aber ungefähr überein mit denen von Soemberpoetjoeng

(etwas mehr nördlich gelegen): Jan. 286, Febr. 265, März 241, April 177, Mai 75, Juni 42, Juli 39, Aug. 25, Septbr. 15, Okt. 80, Nov. 204, Dez. 355; totale Regenziffer: 1804. — Bodensorte: Lehm-Mergel.

Nr. 1: 10 Jahre alt, blattlos von Mitte Juni bis September,
„ 2: 5 „ „ „ „ „ Mai „ „
„ 3: 15 „ „ „ „ „ Juni „ „
„ 4: 20 „ „ „ „ „ Juni „ „

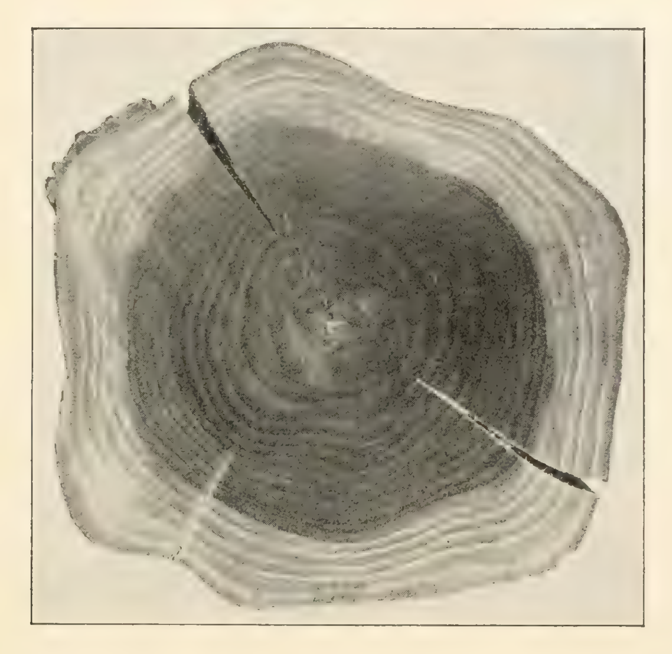


Fig. 2.
Tectona grandis von Petoeng (Ost-Java), 20 Jahre alt; Querschnitt Nr. 4. $^4/_9$ natürl. Gr.

Als Ausgangspunkt unserer Betrachtung wählen wir Scheibe **Nr. 4**, weil hier, abgesehen von den ersten Zonen, alle Jahresringe am gleichmäßigsten ausgebildet sind (Fig. 2). Das schöne, dunkelbraun gefärbte Kernholz hebt sich deutlich vom hellgelben Splintholz ab. Der größte Radius der Querscheibe beträgt 15,5, der kleinste 11,0 und der mittlere 13,5 cm. Die an das Mark grenzenden Zonen sind äußerst undeutlich und verschwommen, alle folgenden dagegen ohne Ausnahme von einer Regelmäßigkeit, wie ich sie fast bei keinem anderen Exemplare angetroffen habe. Die

sich durch große Schärfe auszeichnenden Zonengrenzen sind in Fig. 2 als zarte, helle Linien zu erkennen. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß diese schmalen Streifen aus Holzparenchym bestehen, welches mehrschichtige tangentiale Bänder zwischen den Gefäßen bildet. Die Mächtigkeit des Parenchymbandes variiert zwischen 3 und 8 Zellen und ist im Durchschnitt 6 Zellen breit. Die Gefäße sind als feine, helle Punkte sichtbar. — In nachstehender Tabelle sind die maximalen, mittleren und minimalen Zuwachsmessungen der einzelnen Ringe angegeben. Der Mittelwert der Ringbreite eines Ringes wurde dadurch bestimmt, daß auf der Grenze mit dem Zirkel gleiche Abstände von 2—3 cm abgetragen und an den gleichweit entfernten Punkten die Zonenbreiten mit einem Glasmaßstab gemessen wurden. Das Mittel aus der Summe dieser Messungen ergab die mittlere Ringbreite.

Nummer der Jahresringe	Größte Ringbreite in mm	Mittlere Ringbreite in mm	Kleinste Ringbreite in mm
1—4	45 (11,3)	**41,4 (10,4)**	37 (9,3)
5	13	**10**	6
6	9	**6,5**	3,5
7	8	**6,4**	4
8	10	**6**	4
9	7	**5,5**	3
10	7	**4,8**	3
11	6	**4,5**	3
12	6	**4,5**	3,5
13	6,5	**4,3**	3
14	6	**3,7**	2,5
15	7	**5,2**	4
16	7	**4,8**	3,5
17	8	**6,5**	5
18	9	**5,8**	4
19	13,5	**8,5**	4
20	11	**7,6**	4

Die durchschnittliche Ringbreite ist 6,8 mm. Die Schwankungen in der Ringbreite sind nur unbedeutend. In der ersten Zeile sind 4 Zonen zusammengefaßt, obwohl diese in Wirklichkeit nur einen einzigen Ring ausmachen. Da man aber von der Peripherie nach innen hin 16 deutlich abgegrenzte Zonen zählen kann, die ohne Zweifel Jahresringe darstellen, da ferner das Alter des

Holzes auf 20 Jahre angegeben wird, so muß man schließen, daß die Zone vom Mark bis zur ersten scharf und deutlich abgesetzten Grenze dem Zuwachs einer 4jährigen Periode entspricht. Die eingeklammerten Zahlen bedeuten die schätzungsweise angenommenen Ringbreiten eines einjährigen Zuwachses.

Ich lasse nun die Besprechung der verschiedenen Elemente folgen.

Gefäße.

Die Gefäße der ringförmigen, parenchymatischen Grenzzone stehen meist vereinzelt und sind im Querschnitte elliptisch geformt; ihre große Achse ist parallel mit den Markstrahlen. Es können auch 2—3 große Gefäße einander berühren; seltener sind Gruppen, die aus einem großen und mehreren kleinen Gefäßen bestehen. Im Weitholz haben die meist isolierten Gefäße elliptische Querschnittsform; ihre Anordnung ist durchaus regellos. Nach der Mitte des Ringes hin überwiegt die paarweise Gruppierung, während im Engholz die Gefäße vornehmlich kurze, radiale Gruppen bilden.

Da sich namentlich in den Gefäßen der Unterschied in den Streckungsverhältnissen am fühlbarsten macht, so war es zweckmäßig, die bedeutenden Veränderungen der Lumenweite der Gefäße in Tabellen zu veranschaulichen. Es wurden einerseits an verschiedenen Stellen (gewöhnlich 5) derselben Grenze die Anzahl von Gefäßen festgestellt, die auf eine bestimmte Strecke (1,8 mm) entfallen, ihre Querdurchmesser gemessen und das Mittel gezogen (siehe folgende Tabelle). Andererseits war es ebenso wichtig, die Anzahl der auf eine bestimmte Querschnittsfläche (1 qmm) des Weit- und Engholzes entfallenden Gefäße zu berechnen (siehe folgende Tabelle). Hierbei wurden die direkt an der Grenze gelagerten, vom tangentialen Parenchymband eingehüllten Gefäße nicht berücksichtigt. Die Messungen wurden an 3—5 verschiedenen Stellen vorgenommen.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Größter Durchmesser	Mittlerer Durchmesser	Kleinster Durchmesser
4	5	245 μ	230 μ	160 μ
9	6	240 „	225 „	140 „
14	7	255 „	210 „	155 „
19	7	250 „	215 „	150 „

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Größter Durchmesser	Mittlerer Durchmesser	Kleinster Durchmesser	
5	5	235 μ	220 μ	105 μ	Weitholz
10	7	240 „	215 „	90 „	
15	8	225 „	205 „	115 „	
20	10	230 „	220 „	105 „	
5	17	100 μ	75 μ	10 μ	Engholz
10	16	105 „	75 „	10 „	
15	21	110 „	70 „	10 „	
20	23	110 „	80 „	10 „	

Aus den vorliegenden Tabellen ersieht man, daß die Anzahl der Gefäße vom zentralen Teile nach der Peripherie hin zunimmt. An der Grenze und im Engholz ist die Zunahme gering, im Weitholz wächst die Zahl der Gefäße vom 5. bis 20. Ring aufs Doppelte an. Im maximalen und mittleren Durchmesser differieren die Gefäße an der Grenze und im Weitholz nur unbedeutend. Die Gefäße des Engholzes haben einen größten Durchmesser von 110 μ und ihre Größe nimmt stetig ab, bis sie in der äußersten Grenze auf 10 μ gesunken ist. In jeder Tabelle ist eine ziemlich weitgehende Regelmäßigkeit in den Größenverhältnissen der Gefäße zu erkennen. Schwankungen in der Ringbreite machen sich in Veränderungen der Verteilungsweise oder Größenverhältnisse der Gefäße nicht bemerkbar. Die Wanddicke variiert zwischen 5 und 25 μ.

Holzparenchym.

Die axialgestreckten, metatrachealen Parenchymzellen sind im Querschnitt unregelmäßig polyedrisch und haben einen mittleren Durchmesser von 40 μ; die axiale Länge beträgt im Maximum 165 μ, im Mittel 125 μ, fast nie sinkt sie unter das Minimum von 60 μ. Die Wand ist 2 μ dick.

Die axialgestreckten Zellen des paratrachealen Parenchyms umgeben die Gefäße in Form eines einschichtigen Mantels, haben einen mittleren Querdurchmesser von 22 μ, können jedoch bis 45 μ breit werden. Die axiale Länge schwankt zwischen 30 μ und 90 μ und beträgt im Durchschnitt 55 μ. Die Wand ist 2 μ dick. In wenigen Fällen kommt Parenchym auch in einzelnen einreihigen,

parallel den Markstrahlen entlang laufenden Zügen vor, deren Zellen bis 45 μ Lumenweite erreichen (Fig. 3).

Ersatzfasern.

Mittlere Lumenweite des Weitholzes: 26 μ, Wanddicke: 4 μ,
" " " Engholzes: 15 μ, " : 5 μ.

Einreihige Züge weitlichtiger Ersatzfasern sind oft den Markstrahlen angelagert. Sonst ist die radiale Anordnung nur vereinzelt.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen haben auf dem Tangentialschnitte spindelförmige Gestalt; sie sind zusammengesetzt aus annähernd gleichen, rundlichen Zellen, welche regellos durcheinander liegen und eine Menge kleiner Intercellularen führen. Palisadenförmige Zellen sind nicht vorhanden. Die Strahlen haben ungleiche Höhe, ihre vertikale Ausdehnung schwankt zwischen 5 und 64 (28)[1]) Zellen; sie werden 1—5 (3)[1]) Zellen breit. Auf dem Querschnitte ist die Streckung der Markstrahlzellen in radialer Richtung verschieden und ziemlich unregelmäßig, indem in ein und derselben Reihe kurze und lange Zellen vorkommen können. Als häufige Erscheinung kann man beobachten, daß die Markstrahlzellen in den letzten Schichten des Engholzes schmal und radial äußerst wenig gestreckt sind, um beim Übertritt in die tangentiale Parenchymschicht sich plötzlich zu erweitern und zu verlängern. Die Querscheidewände der Markstrahlzellen stehen häufig gerade oder sind mehr oder weniger ungleichsinnig geneigt. Die Markstrahlen werden durch die Gefäße oft aus ihrer Richtung abgelenkt und erscheinen dann geschlängelt (Moeller: „wellig hin- und hergebogen“). Die Breite eines Markstrahles ist nicht immer konstant, da ein z. B. 3 Zellen breiter Markstrahl in seinem weiteren



Fig. 3.
Tectona grandis; Petoeng (Ost-Java) Nr. 4, Querschnitt; P = Parenchym, M = Markstrahl. Vergr. 163fach.

1) Die eingeklammerte Zahl bedeutet die Durchschnittszahl.

Verlaufe zweireihig und später einreihig werden kann. Diese Erscheinung findet ebenso häufig umgekehrt statt. Fig. 3 zeigt den Übergang eines zweireihigen Markstrahles in einen einreihigen. Die folgende Tabelle gibt an, von wieviel Markstrahlen eine längs der Grenze gelegene 1,8 mm breite Strecke senkrecht gekreuzt wird.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 1-,	2-,	3-,	4-,	5 reihige
4	9	1	3	2	2	
9	8		2	2	3	1
14	8		1	3	3	1
19	7		1		4	2

Nach vorstehender Tabelle ist in den äußeren Ringen eine Abnahme der schmäleren und eine Zunahme der breiteren Markstrahlen zu erkennen. Die auf Tangentialschnitten gemessene Breite der Markstrahlzellen schwankt bei einer mittleren Wanddicke von 3 μ zwischen 15 und 35 μ (30 μ). Die radiale Streckung beträgt 25—80 μ (60 μ).

Nr. 3 (15jährig).

Nr. 3 wurde mikroskopisch nicht untersucht.

Größter Radius der Querscheibe: 16,0 cm,
Mittlerer „ „ „ 13,3 „
Kleinster „ „ „ 9,5 „

Durchschnittliche Ringbreite: 9,0 mm. Sämtliche Ringgrenzen sind äußerst deutlich ausgebildet. Die Ringbreiten unterliegen keinen bedeutenden Schwankungen.

Nr. 1 (10jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 11,6 cm,
Mittlerer „ „ „ 9,6 „
Kleinster „ „ „ 6,7 „

Durchschnittliche Ringbreite: 9,6 mm. Vom Mark lassen sich nach außen hin zunächst zwei dunkelgefärbte, verschwommene, ringförmige Streifen erkennen. Die folgenden neun scharf abgegrenzten Linien weisen unter dem Mikroskop den spezifischen Bau der Jahresgrenze auf. Da das Holz 10 Jahre alt ist, so muß der Ring vom Mark bis zur ersten deutlichen Grenze den Zuwachs von 2 Jahren darstellen, in welchem Zeitraum einmal die eine Jahres-

grenze ausgeblieben ist. Jene beiden Streifen lassen sich bei näherer mikroskopischer Betrachtung als eine durch radiale Verkürzung der Elemente charakterisierte Engholzzone erkennen.

Gefäße.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Größter Durchmesser	Mittlerer Durchmesser	Kleinster Durchmesser
1	5	215 μ	170 μ	140 μ
7	4	260 „	250 „	190 „

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Größter Durchmesser	Mittlerer Durchmesser	Kleinster Durchmesser	
1	6	205 μ	175 μ	145 μ	Weitholz
7	5	240 „	230 „	180 „	Weitholz
1	14	100 μ	75 μ	15 μ	Engholz
7	12	110 „	90 „	10 „	Engholz

Die Gefäße stehen meist isoliert und sind elliptisch gestreckt. Im Engholz überwiegt die paarweise Anordnung. Wanddicke 4—25 *μ*.

Parenchym.

Das Parenchymband ist 3 – 7 Zellen breit. Die sonstigen Größenverhältnisse weichen kaum von den bei Nr. 4 gefundenen ab.

Ersatzfasern.

Nummer der Jahresgrenzen	Weitholz		Engholz	
	Mittlere Lumenweite	Wanddicke	Mittlere Lumenweite	Wanddicke
1	18 μ	4 μ	12 μ	5 μ
7	22 „	2,5 „	20 „	4 „

Diese Zahlen sollen zeigen, wie sehr Lumenweite und Wanddicke der Ersatzfasern an verschiedenen Grenzen variieren können.

Markstrahlen.

3 – 42 (34) Zellen hoch. Die übrigen Größenverhältnisse stimmen mit denen von Nr. 4 nahezu überein.

Nr. 2 (5jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 9,0 cm.
Mittlerer „ „ „ 7,3 „
Kleinster „ „ „ 5,3 „
Durchschnittliche Ringbreite: 14,6 mm.

Im helleren Grundgewebe sind fünf dunkle, verwaschene, ringförmige Streifen makroskopisch sichtbar. Nur ein kleiner Teil des Umfanges des fünften Streifens besitzt den typischen Bau einer Grenze. Jeder Streifen kann als das am Schlusse einer Vegetationsperiode gebildete letzte Engholz angesehen werden. Im zweiten Streifen kommen auf 1 qmm 21 Gefäße mit 130 μ größtem, 90 μ mittlerem und 20 μ kleinstem Durchmesser; die durchschnittliche Lumenweite der Ersatzfasern beträgt 12 μ, die Wanddicke 4—5 μ. Auf 1 qmm der hellen, auf den Streifen folgenden Schicht kommen 9 Gefäße mit 195 μ größtem, 175 μ mittlerem und 90 μ kleinstem Durchmesser; durchschnittliche Lumenweite der Ersatzfasern 20 μ, Wanddicke 3 μ. Der Unterschied zwischen den beiden verschieden gefärbten Zonen ist hiernach sehr auffallend.

Der dritte, äußerst verwaschene Streifen läßt gegenüber den angrenzenden Schichten fast gar keinen Unterschied erkennen. Auf 1 qmm entfallen 4 Gefäße mit 135 μ mittlerem Durchmesser. — Die Gefäße sind allseitig von weitlumigem Parenchym umgeben. Auch finden sich häufig radiale Reihen weitlumiger Ersatzfasern.

Markstrahlen.

Nummer der Streifen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 2-,	3-,	4-,	5-,	6-,	7-,	8-,	9-,	10reihige
2	8	3	1	3	1					
3	6		2				2		1	1

Radiale Länge der Markstrahlzellen: 40—120 (80) μ. Mittlere Lumenweite: 25 μ, Wanddicke: 2,5 μ. Höhe der Markstrahlen: 7—145 (76) Zellen, Breite: 1—10 (7) Zellen.

Von den vier aus Petoeng stammenden Hölzern besitzt Nr. 4 die kleinste, Nr. 2 dagegen die größte mittlere Ringbreite. Nr. 1 und 4 erreichen die größten Gefäßdurchmesser und Nr. 2 ist durch außerordentlich hohe und breite Markstrahlen ausgezeichnet. Um einen Anhaltspunkt für Vergleiche zu haben, sollen die an Nr. 4 gefundenen Verhältnisse als normal für das periodische Klima Javas gelten.

Es kommen nun die in Tabelle I verzeichneten Hölzer zur Besprechung (Ost-Java, 111° östl. Länge von Greenwich, als Mittel-Java bezeichnet). Eine kleine Karte (Fig. 4) diene zur geographischen Orientierung.

Zur genaueren anatomischen Untersuchung eines auf gutem, fruchtbarem Boden gewachsenen Holzes wählte ich Scheibe W 4 (15jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 17,0 cm,
Kleinster „ „ „ 4,5 „

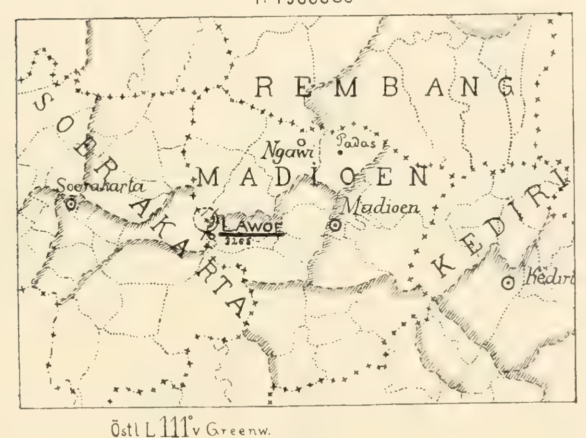


Fig. 4.
Karte eines mehr westlichen Teiles von Ost-Java (Mittel-Java), östl. Länge 111° von Greenwich, um den Vulkan Lawoe. $^2/_3$ verkleinert.

W 4.

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	5	**4**	4
2	30	**24**	21
3	7	**4**	1
4	5	**3**	5
5	30	**16**	1
6	15	**7**	0,5
7	14	**8**	0,5
8	18	**7**	1
9	13	**7**	0,5

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
10	13	**6**	0,5
11	16	**6**	1
12	11	**5,5**	0,5
13	5	**1,5**	0,5
14	8	**3**	1
15	20	**12**	3

Durchschnittliche Ringbreite: 6,5 mm.

Alle Ringgrenzen sind scharf und deutlich ausgebildet. Nur die vierte Grenze ist teilweise etwas verschwommen und gleicht dann in der anatomischen Beschaffenheit den ringförmigen, dunkeln Streifen, die innerhalb einzelner Ringe verlaufen. Diese Streifen sind je nach der Verteilung, der Größe oder Dickwandigkeit der Elemente verschieden gebaut. In den unscharfen und breiten Farbenzonen läßt sich meist überhaupt kein Unterschied feststellen. Bei vielen Grenzen fällt auf, daß sie nach außen von zarten Linien begleitet werden, die einen großen Teil des Umfanges einnehmen.

Gefäße.

Wanddicke: 3—20 μ. Meist vereinzelt oder paarweise; im Engholz in kurzen, radialen Reihen.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Größter Durchmesser	Mittlerer Durchmesser	Kleinster Durchmesser
1	12	75 μ	55 μ	10 μ
4	8	150 „	100 „	45 „
11	28	245 „	180 „	20 „
13	10	235 „	130 „	95 „

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Größter Durchmesser	Mittlerer Durchmesser	Kleinster Durchmesser	
2	23	95 μ	45 μ	10 μ	Weitholz
5	8	170 „	100 „	70 „	
12	siehe 11. Grenze und Fig. 6				
14	10	150 μ	105 „	30 „	

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Größter Durchmesser	Mittlerer Durchmesser	Kleinster Durchmesser	
2	21	65 μ	40 μ	10 μ	Engholz
5	27	90 „	40 „	10 „	
12	24	120 „	40 „	15 „	
14	19	105 „	35 „	10 „	

In Fig. 5 fällt besonders die außerordentliche Verbreiterung des Parenchymbandes des 12. Ringes auf. Das Engholz ist nur auf eine ganz schmale Zone beschränkt.

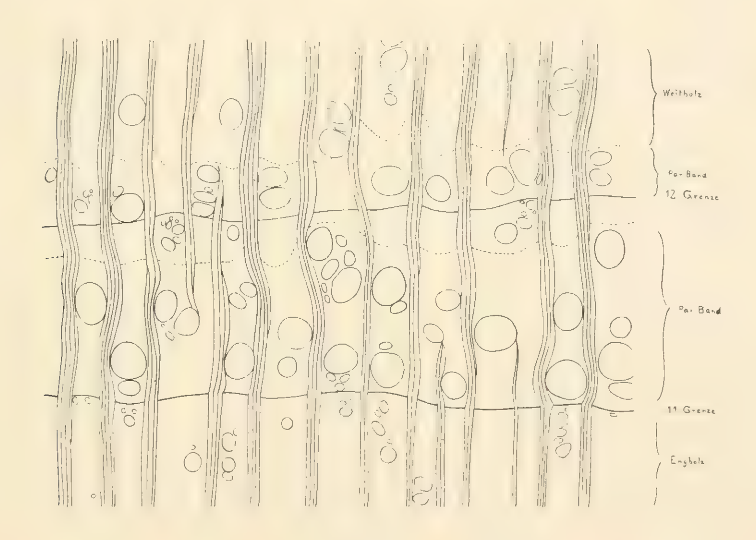


Fig. 5.

Tectona grandis; Mittel-Java W 4. Querschnitt mit 2 Jahresgrenzen; Weitholz durch sehr breites Parenchymband ausgezeichnet. Vergr. 26fach.

Parenchym.

Das Parenchymband ist 1—12 (6) Zellen breit, erreicht aber im 12. Ring eine Mächtigkeit von 27 Zellen (Fig. 5). An der ersten und fünften Grenze wird das tangentiale Band häufig dadurch unterbrochen, daß an Stelle von Parenchymzellen weitlumige Ersatzfasern treten können.

Tabelle I.

Nummer	Name der Anpflanzung oder des Waldes	Jahr der Anpflanzung	Zeit, in der die Bäume kahl stehen
W 2	Banyoebennig	1897	Mai bis Sept. ($4^1/_2$ Mon.)
W 3	"	1895	desgl.
W 4	"	1895	desgl.
W 5	"	1900	desgl.
W 6	"	1900	desgl.
W 7	"	1893	desgl.
W 10	Begal	1905	desgl.
W 15	Patolan	1905	Juni bis Sept. (4 Mon.)
W 16	"	1905	desgl.
W 17	"	1898	desgl.
W 18	"	1899	desgl.
W 19	"	1898	desgl.
W 20	"	1899	desgl.
W 21	Widodawen	1903	desgl.
W 22	"	1903	desgl.
R III	Pakoelan I	1902	Juli bis Mitte Okt. ($3^1/_2$ Mon.)
R IV	"	1902	desgl.
R VII	Kedawah	1885	desgl.
R VIII	"	1885	desgl.
R IX	Kerek	1885	desgl.
R X	"	1885	desgl.
R XI	Poetjoeng	1885	desgl.
R XII	"	1885	desgl.
P 8	Djatiketek	1884	Juni bis Sept. (4 Mon.)
P 11	Godjoh	1880	desgl.
P 12	Gepiok	1880	desgl.
P 17	Dowajok	1880	desgl.
P 18	Letro	1904	desgl.
P 19	Ngamban	1904	desgl.
P 20	Doengbawang	1905	desgl.
P 27	Tjrimong	1889	desgl.

Tabelle I.

Qualität des Bodens	Zustand der Anpflanzung	Anmerkungen
fruchtbarer, schwarzer Klei	gut	Die Muster, die mit den Zahlen **R** oder **P** versehen sind, kommen von den Mergelerhöhungen nördlich, nordwestlich und nordöstlich von Ngawi. Höhe im Durchschnitt 80 m über dem Meere. Die Muster, versehen mit einem **W**, kommen von Ausläufern des Vulkans Lawoe. Durchschnittshöhe 150 m über dem Meere. Regenfall aus erstem Gebiete: in der trockenen Jahreszeit 4 Tage mit 60 m/m pro Monat; nasse Tage: 18 Tage mit 270 m/m. Regenfall im zweiten Gebiete: jährlich ca. 100 Regentage mit ca. 2000 m/m.
desgl.	desgl.	
desgl.	desgl.	
desgl.	desgl.	
desgl.	desgl.	
desgl.	desgl.	
desgl.	ziemlich gut	
weniger guter, roter Klei, sumpfig	weniger gut	
	desgl.	
weniger guter, roter Klei	ziemlich gut	
	desgl.	
	desgl.	
	desgl.	
	desgl.	
	desgl.	
schwarzer Klei, vermischt mit Kalkstein	gut	Diese Altersangaben rühren von Mitteilungen der Dorfeinwohner her und sind nicht nach dem Archiv zu bestimmen.
	desgl.	
roter Klei, vermischt mit Kalkstein	ziemlich gut	
	schlecht	
schwarzer Klei, vermischt mit Kalk und Bergstein	gut	
rötlich, ziemlich sumpfig	desgl.	
bräunlich, vermischt mit Kalk	desgl.	
	desgl.	
schwarzer Kleiboden, etwas sumpfig	ziemlich gut	
weißer, ausgewaschener Klei mit Padasschicht	schlecht	
humusreicher Boden mit Kalksteinschichten	gut	
schwarzer Klei mit Unterschicht von Padas	desgl.	
ausgewaschener, weißer Kleiboden	schlecht	
schwarzer Klei	ziemlich gut	
ausgewaschener, weißer Kleiboden	desgl.	
humusreicher Klei mit Kalkboden	gut	

Ersatzfasern.

Die mittlere Lumenweite der Ersatzfasern des Weit- und Engholzes schwankt in den aufeinander folgenden Ringen unregelmäßig hin und her, eine Erscheinung, die allen mit W bezeichneten Hölzern in gleichem Maße zukommt. Ebenso stark variiert die Wanddicke. Sie differiert im Weitholz von 3—5 μ, im Engholz von 3,5—6 μ. Oft kann man in der Wandverdickung der Ersatzfasern des Weit- und Engholzes keinen Unterschied wahrnehmen. Einreihige Züge weitlumiger, bis 45 μ breiter Ersatzfasern finden sich nicht selten den Markstrahlen angelagert.

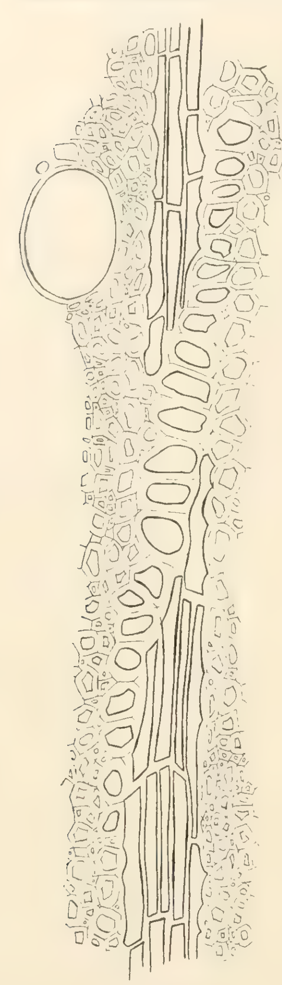


Fig. 6.
Tectona grandis; Mittel-Java W 4. Querschnitt; Markstrahl durch Ersatzfasern unterbrochen. Vergr. 163 fach.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen sind 4—128 (67) Zellen hoch und 2—8 (4) Zellen breit; die radiale Länge schwankt zwischen 40 und 85 μ (60 μ).

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 1-,	2-,	3-,	4-,	5-,	6reihige
1	15	8	5	2			
5	11	1	2	2	6	1	
12	9	1	1	1	2	2	2
14	8		1	2	1	2	2

Übergänge wenigreihiger Markstrahlen in vielreihige sind hier die Regel und finden ebenso häufig umgekehrt statt. Manche Markstrahlen zeigen merkwürdige anatomische Unregelmäßigkeiten. Sie sollen durch einige Figuren veranschaulicht werden. Fig. 6 zeigt, wie ein 5reihiger Markstrahl durch eine schief laufende Schicht äußerst weitlumiger Ersatzfasern unterbrochen wird. Der Markstrahl läuft dann nur noch 3reihig weiter. Der Fall, daß ein Markstrahl durch eine radiale Reihe weitlumiger Ersatzfasern in

zwei Teile geteilt wird, ist in Fig. 7 dargestellt. In Fig. 8 bemerkt man links den Übergang des 2reihigen Markstrahls M_1 in einen 3reihigen; der mittlere 2reihige Markstrahl M_2 hört mitten in dem

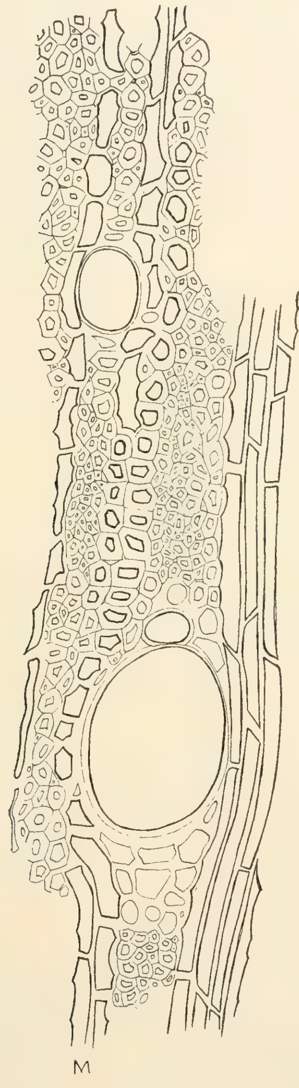


Fig. 7.
Tectona grandis; Mittel-Java W 4. Querschnitt; Spaltung eines Markstrahles durch Ersatzfasern. M = Markstrahl. Vergr. 163fach.

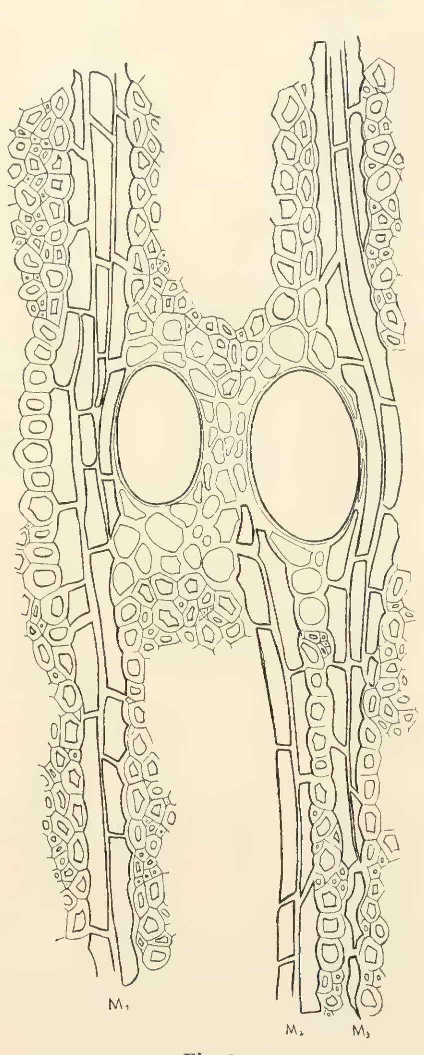


Fig. 8.
Tectona grandis; Mittel-Java W 4. Querschnitt; Übergang eines 2reihigen Markstrahles = M_1 in einen 3reihigen; M_2 = ein Markstrahl, der plötzlich aufhört; M_3 = 2—3reihig. Vergr. 163fach.

die Gefäße umgebenden Parenchym unvermittelt auf, ohne vorher einreihig geworden zu sein. Beim dritten einreihigen Markstrahl M_3 sieht man gerade noch seine Entstehungsweise im Grundgewebe; er wird aber bald 2reihig, dann 3reihig, wieder 2reihig, um dann nochmals als 3reihiger Strahl nach außen weiter zu laufen.

Endet ein Markstrahl frei im Grundgewebe, so kann man oft beobachten, daß seine Zellen selbst im Weitholz eine geringe radiale Streckung haben. Den Markstrahlen sind oft radiale Züge weitlumiger Ersatzfasern angelagert. In einem Markstrahl kann die Breite und Länge der Zellen sehr wechseln.

W 2 (13jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 15 cm,
Kleinster „ „ „ 5 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	11	**10,5**	6
2	2	**2**	2
3	5	**4**	3
4	2	**2**	2
5	10	**8**	5
6	15	**12**	5
7	4	**2**	0,5
8	1,5	**1**	0,5
9	14	**12**	6
10	41	**22**	3
11	40	**19,5**	1
12	21	**8**	2
13	17	**4,5**	0,5

Durchschnittliche Ringbreite: 8,3 mm.

Die vier ersten Grenzen sind als äußerst zarte Linien zu erkennen. Die übrigen Grenzen sind so scharf und deutlich wie bei Scheibe W 4. Im Innern vieler Ringe sieht man schmale und breite, dunkelgefärbte, konzentrische Streifen verlaufen.

W 3 (15jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 15 cm,
Kleinster „ „ „ 7 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	23	21	19
2	6	4	3
3	5	2	0,5
4	5	2	0,5
5	18	8	0,5
6	15	8	1
7	18	7	1
8	11	5	1
9	10	5	1
10	12	5	1
11	17	8	1,5
12	20	10	2
13	3	1	0,5
14	7	3	0,5
15	18	8	2

Durchschnittliche Ringbreite: 6,5 mm.

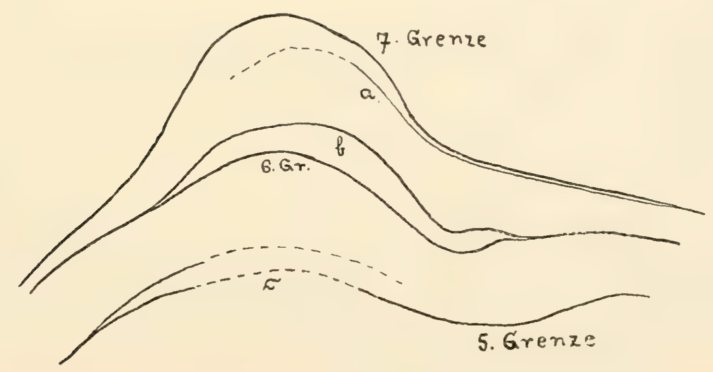


Fig. 9.

Tectona grandis; Mittel-Java W 3. Unvollständige Zuwachszonen *a*—*c*. Natürl. Gr.

Die Jahresgrenzen sind alle scharf ausgebildet. Ringförmige, dunkelgefärbte Streifen sind beinahe in jedem Ringe vorhanden. Außer den geschlossenen Ringen gibt es einige unvollständige Zonen, die nur einen Teil des Umfanges einnehmen (Fig. 9 *b*). An mehreren Stellen sind zarte, deutlich abgegrenzte Linien wahrzunehmen, die sich im Ringe verlieren, nachdem sie einen kleineren oder größeren Teil des Kreisumfanges durchlaufen haben (Fig. 9 *a*). In vereinzelten Fällen kann man beobachten, daß die Schärfe der Abgrenzung stellenweise undeutlich wird, so daß die Grenze durch einen kleinen, verschwommenen Streifen unterbrochen wird (Fig. 9 *c*).

W 5 (10jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 16,5 cm,
Kleinster „ „ „ 6,5 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	7	**6**	6
2	8	**5**	4
3	30	**14**	9
4	18	**9**	3
5	51	**28**	9
6	30	**8**	1
7	31	**13**	1
8	32	**10**	1
9	45	**8,7**	1
10	25	**8,6**	1

Durchschnittliche Ringbreite: 11,0 mm.

Die ersten fünf Grenzen sind nicht überall gleich scharf ausgebildet. Die fünf äußeren Ringe haben sehr deutliche Abgrenzungen. Fast in jedem Ring finden sich mehr oder weniger verwaschene, dunkle, ringförmige Streifen.

W 6 (10jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 14,5 cm,
Kleinster „ „ „ 6,5 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	27	**22**	17
2	20	**14**	6
3	18	**14**	6
4	17	**9**	4
5	21	**9,6**	3
6	12	**4,6**	2
7	12	**6,3**	2
8	10	**4,7**	1
9	10	**4,2**	1
10	10	**3,6**	2

Durchschnittliche Ringbreite: 9,2 mm.

Die Ringgrenzen sind deutlich ausgebildet. Unvollständige Zonen und ringförmige, verschwommene Streifen treten häufig auf.

W 7 (17jährig), stark exzentrisch.

Größter Radius der Querscheibe: 30 cm,
Kleinster „ „ „ 3 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	6,5	**6**	5,5
2	2	**1,4**	1
3	5	**3,4**	2
4	6	**3**	1,5
5	29	**13,2**	2
6	14	**6,3**	0,2
7	9,5	**2,5**	0,2
8	29	**12**	0,5
9	33	**11**	0,5
10	31	**13,5**	1,5
11	21	**11,3**	1
12	21	**9,5**	2,5
13	38	**19**	3
14	36	**14,5**	1,5
15	36	**13**	1,5
16	60	**14,5**	3
17	14	**2,5**	0,3

Durchschnittliche Ringbreite: 9,2 mm.

Mit Ausnahme der fünften Grenze sind alle Jahresgrenzen scharf und deutlich ausgebildet. Auf einem Teil des Umfanges geht die fünfte Grenze in einen verschwommenen, dunkeln Streifen über. Die mikroskopische Untersuchung dieses Streifens läßt nichts von dem bekannten spezifischen Bau einer Grenze erkennen. Das einzige Merkmal, das eine Zonenbildung andeutet, ist eine ringförmige Anhäufung zahlreicher, größerer Gefäße längs des Streifens. In diesem selbst sind die Gefäße klein.

Auf 1 qmm kommen 18 Gefäße mit 170 μ größtem und 140 μ mittlerem Durchmesser. Das Maximum von 255 μ erreichen die Gefäße im Weitholze des 16. Ringes.

In der Beschaffenheit des Parenchyms und der Ersatzfasern stimmt W 7 mit W 4 ziemlich überein.

Die Markstrahlen sind außerordentlich breit, 1—11 (7) Zellen. Auf einer Strecke von 1,8 mm der 15. Grenze sind von sieben Markstrahlen zwei 7reihig, zwei 9reihig und drei 11reihig. Die vertikale Ausdehnung schwankt zwischen 3 und 105 (52) Zellen.

W 10 (5jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 11,0 cm,
Kleinster „ „ „ 4,7 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	13	**11,5**	10
2	32	**24,2**	13
3	28	**15**	7
4	31	**17**	3
5	16	**8,2**	2

Durchschnittliche Ringbreite: 15,2 mm.

Die erste Grenze ist größtenteils unscharf, die vier anderen Jahresgrenzen sind sehr deutlich. Im Engholz des 2. Ringes läßt sich nahe der zweiten Grenze eine feine Kreislinie verfolgen, die man ebensogut für eine Jahresgrenze halten könnte, wenn nicht schon die übrigen Grenzen mit dem Alter des Holzes übereinstimmten. Ringförmige und unvollständige Jahreszonen finden sich in jedem Ringe vor.

W 15 (5jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 7,5 cm,
Kleinster „ „ „ 3,2 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	12,5	**9,4**	7,7
2	35,0	**25,7**	19,5
3	14,5	**5,6**	1,5
4	10,0	**3,4**	0,6
5	5,5	**1,8**	0,3

Durchschnittliche Ringbreite: 9,2 mm.

Die Jahresringe sind deutlich abgegrenzt. Die vier ersten Ringe enthalten zahlreiche ringförmige Farbenzonen, die mehr oder weniger verschwommen sind. In den drei äußeren Ringen sieht man je eine schmale, unvollständige Zone auf etwa $^1/_4$ des Umfanges verlaufen.

W 16 (5jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 5,2 cm,
Kleinster „ „ „ 3,4 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	4	**3,5**	3
2	24	**20**	15
3	19	**13,7**	8
4	11	**5,8**	2,5
5	10	**3,3**	1,5

Durchschnittliche Ringbreite: 9,2 mm.

Mit Ausnahme des ersten Ringes werden alle übrigen durch scharfe Grenzen abgeschlossen. Vom Mark bis zur Peripherie sieht man auf der Querscheibe eine große Anzahl von Farbenzonen. Im dritten Ringe hebt sich eine schmale Zone durch ihre dunklere Färbung von den anderen so deutlich ab, daß wir sie auf den ersten Blick für eine Jahresgrenze ansehen können. Untersucht man aber diesen Streifen näher, so bemerkt man sofort, daß das charakteristische Parenchymband fehlt. Da im Streifen die Gefäße und Ersatzfasern stark radial verkürzt, letztere sogar verdickt sind, so ist diese Zone also eine typische Engholzbildung.

Gefäße.

Die Gefäße kommen außer vereinzelt in allen möglichen kleineren und größeren Gruppen vor. Die Wanddicke variiert zwischen 5 und 15 μ.

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
2	11	190	**120**	35	Weitholz
4	11	250	**140**	65	Weitholz
2	25	85	**50**	10	Engholz
4	19	95	**60**	10	Engholz

Parenchym.

Die metatrachealen Elemente haben eine axiale Länge von 35—90 (75) μ, die paratrachealen eine solche von 25—70 (60) μ.

Die Breite des Parenchymbandes ist bei den einzelnen Ringen sehr verschieden. Es erreicht oft eine Mächtigkeit von 20 Zellen und mehr. Mitunter sieht man inmitten des Parenchymbandes Komplexe von Ersatzfasern gelagert (Fig. 10).

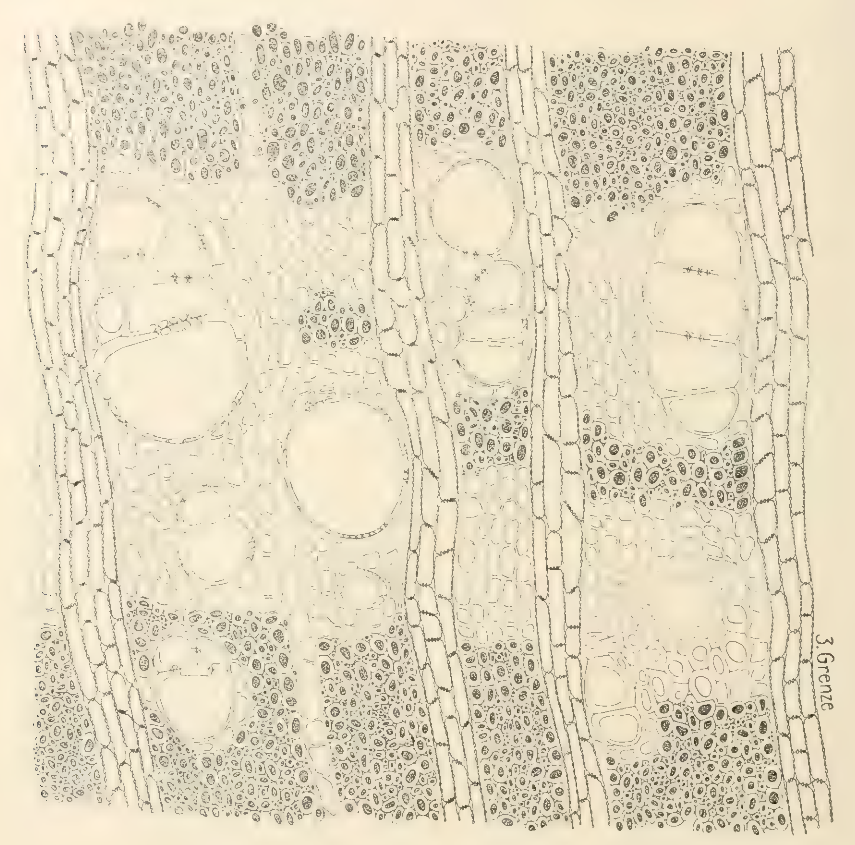


Fig. 10.
Tectona grandis; Mittel-Java W 5. Querschnitt. Vergr. 109fach.

Ersatzfasern.

Durchschnittliche mittlere Lumenweite im Weitholz: 28 μ.
" " " " Engholz: 16 μ.

Die Wanddicke beträgt 3—5 (4) μ und ist bei den Elementen des Weit- und Engholzes nicht immer verschieden. Es kann auch vorkommen, daß die radiale Streckung der Ersatzfasern des Weitholzes eines Ringes wenig oder gar nicht von derjenigen der Ersatzfasern des Engholzes des vorhergehenden Ringes abweicht.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen sind 3—82 (48) Zellen hoch und 1—6 (4) Zellen breit.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen				
		1-,	2-,	3-,	4-,	5 reihige
2	12	2	4	1	3	2
4	10	2	1		6	1

W 17 (12jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 11,0 mm,
Kleinster „ „ „ 4,5 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	3	**3**	3
2	3	**2,4**	2
3	5	**3,6**	2
4	5	**3,6**	2
5	9	**6,7**	3
6	10	**6,7**	3
7	23	**13,7**	8
8	8	**4,4**	1
9	21	**8,3**	2
10	14	**7**	3
11	14	**6,2**	2
12	13	**5,4**	3

Durchschnittliche Ringbreite: 6,0 mm.

Die drei ersten Grenzen sind als äußerst feine Linien sichtbar. Die 4. Grenze ist halb scharf, halb unscharf; alle übrigen sind von größerer Schärfe. Zahlreiche Farbenringe stufen fast jeden Ring zonenartig ab. Im Engholz des 6. Ringes bemerkt man nahe der 7. Grenze zwei eng aufeinander folgende zarte Linien, von denen jede ungefähr die Hälfte des Ringumfanges einnimmt. In einigen Ringen finden sich kleinere, schmale, unvollständige Zonen mit deutlicher Abgrenzung.

W 18 (11?-jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 6,8 mm,
Kleinster " " " 4,0 "

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	6	**5,3**	4
2	6	**5**	4
3	8	**5,8**	4
4	7	**5,5**	4
5	10	**5,4**	3
6	4	**2,2**	1
7	12	**6,5**	3
8	18	**7**	1
9	8	**4**	1
10	3	**2**	1

Durchschnittliche Ringbreite: 4,5 mm.

Es können nur 10 Grenzen gezählt werden, die vollständig geschlossene Kreise bilden. Ob eine mitten im 2. Ringe verlaufende, nahezu halbkreisförmige Linie einen Teil einer nicht ganz zur Ausbildung gekommenen Grenze darstellt, möchte ich dahingestellt sein lassen. Farbenringe und kleinere unvollständige Zonen sind reichlich vorhanden.

W 19 (12?-jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 11,0 cm,
Kleinster " " " 3,0 "

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	5	**2,6**	3
2	9	**6,4**	4
3	12	**5,4**	1
4	15	**7,5**	2
5	14	**8**	3
6	25	**14**	4
7	21	**9,6**	1
8	12	**6,4**	1
9	8	**3**	0,2

Durchschnittliche Ringbreite: 9,0 mm.

Es ließen sich nur neun deutlich abgegrenzte Ringe erkennen. Außerdem kommen ganze und unvollständige Farbenringe vor.

W 20 (11?-jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 6,0 cm,
Kleinster „ „ „ 2,1 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	8	**6**	4
2	18	**9,7**	2
3	13	**6,2**	1
4	10	**4,8**	1
5	3	**2,2**	1
6	7	**5**	3
7	2	**1,5**	1
8	5	**2,6**	1
9	5	**2,1**	1
10	2	**1**	0,5

Durchschnittliche Ringbreite: 4,1 mm.

Es konnten nur 10 deutlich begrenzte Ringe gezählt werden. Die Grenzen sind äußerst feine Linien. Wenige Farbenringe treten mehr oder weniger deutlich hervor.

W 21 (7jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 9,5 cm,
Kleinster „ „ „ 3,6 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	17	**15**	12
2	18	**14**	11
3	4	**2,5**	1,5
4	47	**15**	4,5
5	15	**8**	2,0
6	11	**4,3**	0,5
7	11	**4**	0,5

Durchschnittliche Ringbreite: 9,0 mm.

Im ersten Ringe lassen sich vier feine Linien erkennen, von denen die äußerste als Jahresgrenze des ersten Ringes angenommen wurde. Die folgenden Ringe sind deutlich abgegrenzt. In jedem

Ringe, mit Ausnahme des dritten, sind mehrere Farbenzonen vorhanden, die sich mehr oder weniger vollkommen zu einem Kreise schließen. In einzelnen Ringen finden sich nahe der Grenzen größere, schmale Teilzonen mit feiner Begrenzung.

W 22 (7jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 7,7 cm,
Kleinster „ „ „ 4,1 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	15	**14**	12
2	20	**16,5**	12
3	4	**2,2**	1
4	12	**8,6**	6
5	13	**6,5**	3
6	9	**4**	2
7	9	**4**	2

Durchschnittliche Ringbreite: 8,0 mm.

In kurzer Entfernung vom Mark lassen sich, ähnlich wie bei W 21, fünf eng aufeinander folgende, zarte, kreisförmige Linien gerade noch erkennen. Da die äußerste Linie etwas deutlicher sichtbar ist, als die übrigen, so kann man in ihr die Grenze des ersten Ringes erblicken. Es müssen also während einer Vegetationsperiode viermal periodische, gleichmäßige Schwankungen in der Tätigkeit des Kambiums stattgefunden haben. Die folgenden Ringe zeichnen sich alle durch scharfe Abgrenzungen aus. Zahlreiche als Farbenringe sichtbare dunkle Streifen verursachen in jedem Jahresringe eine verschwommene Zonenbildung, die sich mikroskopisch in dem fortwährenden Wechsel der Größenverhältnisse und Verteilungsweise der Elemente zu erkennen gibt. In den ganz dunkeln Streifen sind Engholzbildungen meist unschwer nachzuweisen. Die Verminderung der radialen Streckung beschränkt sich hierbei mehr auf die Ersatzfasern als auf die Gefäße. Auch ist der Unterschied in der Verdickung der Membranen oft ein ganz bedeutender. So folgt z. B. auf das Parenchymband der 2. Grenze eine lichte Schicht Weitholz (in Fig. 11 als heller, breiter Streifen erkennbar), in der die weiten Ersatzfasern außergewöhnlich dünne Wände (2—2,5 μ) haben,

so daß man sie kaum vom Parenchym zu unterscheiden vermag. Der angrenzende schmale Streifen dagegen enthält englumige Ersatzfasern mit 4—5 μ dicken Wänden. In den undeutlichen, nicht so augenfällig hervortretenden Streifen sind Verschiedenheiten in den Streckungsverhältnissen oder der Wanddicke nicht nachzuweisen.

Im 2. Ring, ganz nahe der 2. Grenze, bemerkt man zwei feine Linien, die sich mit einiger Mühe nahezu auf dem ganzen Ringumfang verfolgen lassen.



Fig. 11.
Tectona grandis; Mittel-Java W 22 (7jährig). $^2/_3$ natürl. Gr.

Es sollen nun noch einige Zahlen über die Größenverhältnisse der Elementarorgane angefügt werden.

Gefäße.

Wände: 4—20 μ dick.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
2	9	190	**185**	120
5	8	195	**170**	135

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
2	11	220	**160**	80	Weitholz
6	9	210	**140**	65	Weitholz
3	15	120	**90**	70	Engholz
6	17	95	**65**	15	Engholz

Parenchym.

Das Parenchymband ist 2—8 (5) Zellen breit. Diese haben ca. 40 μ mittlere Lumenweite.

Ersatzfasern.

Durchschnittliche Lumenweite im Weitholz: 27 μ,
Wanddicke: 2—4 μ.
„ „ „ Engholz: 16 μ,
Wanddicke: 3—5 μ.

Markstrahlen.

Die Strahlen sind 4—120 (52) Zellen hoch und 1—6 (5) Zellen breit.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 1-,	2-,	3-,	4-,	5reihige
1	10	2	2	1	4	1
2	7			3	2	2
5	7			1	1	5

Kurze Zusammenfassung der an den W-Hölzern gemachten Beobachtungen.

Aus der makroskopischen Beschreibung der mit W bezeichneten Hölzer geht hervor, daß die Jahresringe als scharf begrenzte und vollständig geschlossene Zonen ohne Unterbrechung über den ganzen Querschnitt verlaufen. In einigen wenigen Fällen kann die Abgrenzung der ersten Ringe unscharf oder verschwommen werden. Außer den vollständig geschlossenen Ringen gibt es auch unvollständige Zuwachszonen, die einen mehr oder weniger großen Teil eines Ringumfanges, meist einen kleineren Teil desselben einnehmen.

Sie stimmen im anatomischen Bau ihrer Grenze mit dem der Jahresringgrenzen überein, zeigen also Engholz, Parenchymband und Weitholz. Daraus folgt, daß bei den W-Hölzern auch während der gleichen Vegetationsperiode ein periodischer Wechsel der Holzstruktur stattgefunden hat, der auf kleinere Schwankungen des Klimas in Verbindung mit den Bodenverhältnissen zurückzuführen ist. Häufig sieht man auch nahe der Jahresgrenzen ganz zarte, kleinere oder größere Linien, die im Engholze schmale Zonen erzeugen. Dunkelgefärbte, deutliche oder verwaschene Streifen fehlen fast in keinem Ringe. Die bedeutenden Schwankungen in der Ringbreite sind aus den Tabellen zu ersehen.

Die maximale und mittlere Lumenweite der Gefäße ist bei allen Hölzern ungefähr dieselbe. Das Parenchymband erreicht bei W 4 und W 22 eine kolossale Mächtigkeit; bei W 22 ist außerdem die Einlagerung von Ersatzfaserkomplexen zwischen das Parenchymgewebe besonders nennenswert. An vertikaler maximaler Ausdehnung der Markstrahlen steht W 4 mit 128 Zellen an erster, W 16 mit 82 Zellen an vierter Stelle. W 7 besitzt die breitesten Markstrahlen (11 Zellen).

Es folgt nun die Besprechung der in Tabelle I mit dem Zeichen R versehenen Hölzer (111° östl. Länge von Greenwich, Mittel-Java).

R III (8jährig).

Größter Radius der Scheibe: 7,2 cm,
Kleinster „ „ „ 5,1 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	15	**13,5**	9
2	13	**11**	9
3	13	**12**	9
4	13	**9**	7
5	7	**5**	3
6	7	**4,3**	2
7	4	**2**	1
8	4,5	**1,8**	1

Durchschnittliche Ringbreite: 7,4 mm.

Alle Grenzen sind als scharfe konzentrische Linien deutlich wahrzunehmen. Die erste Grenze enthält kein Parenchymband, sondern wird durch den starken Gegensatz zwischen Eng- und Weitholz markiert; die ersten Gefäße des Weitholzes sind hier wie sonst ringförmig gelagert, wodurch an sich schon der Eindruck einer Zonenabgrenzung hervorgerufen wird. Zahlreiche, schwach dunkel gefärbte, verschwommene Streifen verlaufen ringförmig über die ganze Querscheibe. Auf die 4., 5. und 6. Grenze folgt in einer Entfernung von 1—2 mm je eine feine Linie. Unter dem Mikroskop zeigt jede dieser Linien einen scharf ausgeprägten Unterschied zwischen eng- und weitlumigen Ersatzfasern. Im Engholz des 4. Ringes, nahe der 5. Grenze, bemerkt man ebenfalls eine deutliche zarte Kreislinie, die ein wenig schärfer hervortritt, als die eben erwähnten Linien.

Gefäße.

Wände: 5—18 μ dick.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
1	6	120	**80**	35
2	7	150	**115**	55
4	10	220	**140**	30
5	6	170	**120**	50
8	8	190	**135**	25

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
2	9	150	**120**	55	Weitholz
3	6	175	**125**	60	Weitholz
5	5	205	**175**	130	Weitholz
6	6	185	**145**	90	Weitholz
2	20	90	**45**	10	Engholz
3	7	135	**90**	25	Engholz
5	9	80	**40**	20	Engholz
6	11	90	**45**	10	Engholz

Im Engholz des 4. Ringes sind die Gefäße außergewöhnlich groß.

Parenchym.

Das Parenchymband ist 1—7 Zellen breit.

Ersatzfasern.

Durchschnittliche Lumenweite im Weitholz: 22 μ,
Wanddicke: 3—4 μ.
„ „ „ Engholz: 14 μ,
Wanddicke: 4—5 μ.

Markstrahlen.

Höhe: 7—105 (36) Zellen, Breite: 1—7 (5) Zellen.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 1-,	2-,	3-,	4-,	5-,	6-,	7reihige
1	7	1	2			3	1	
2	7		1		1	4		1
4	7			1	1	4	1	
5	8		1	2	1	2	1	1
8	6			3	3			

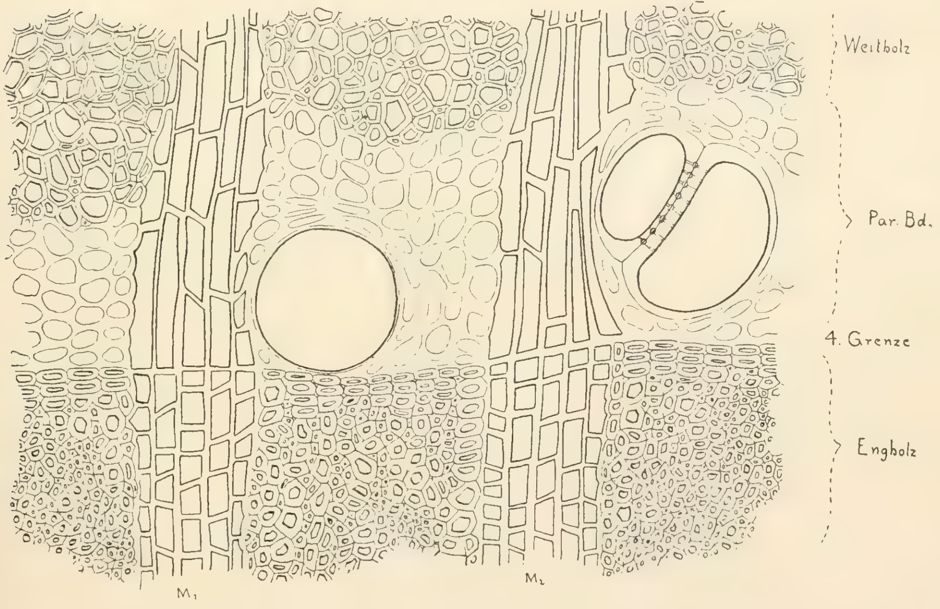


Fig. 12.

Tectona grandis; Mittel-Java R III. Querschnitt; M_1, M_2 Markstrahlen; Zellen an der Jahresgrenze stark verkürzt. Vergr. 163fach.

An den Grenzen sind die Unterschiede in den Streckungsverhältnissen der Markstrahlen besonders auffallend. Ein in Fig. 12 abgebildeter Querschnitt durch die 4. Grenze zeigt dies ganz deut-

lich. Man erkennt, wie beim Übertritte der Markstrahlen M_1 und M_2 in das Parenchymband die im Engholz stark verkürzten Markstrahlzellen sich plötzlich außerordentlich verlängern. Ferner kann man noch sehen, daß die 2—3 letzten Schichten der Ersatzfasern des Engholzes tangential abgeplattet sind, wodurch die Schärfe der Abgrenzung wesentlich verstärkt wird. Fig. 13 zeigt die oben genannten Unterschiede in einem durch die 2. Grenze geführten Längsschnitte.

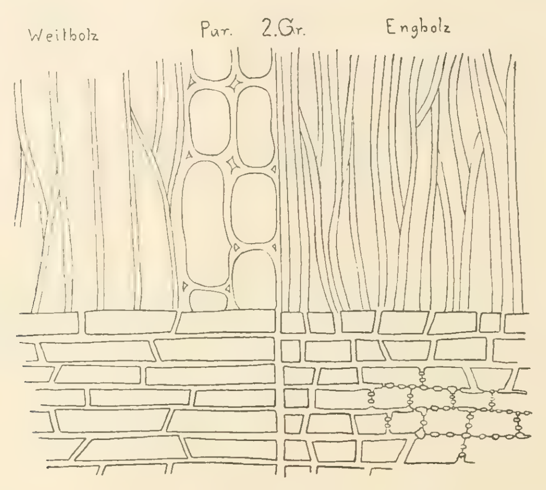


Fig. 13.
Tectona grandis; Mittel-Java R III. Radialer Längsschnitt. Vergr. 163 fach.

R IV.

R IV war in der Sammlung nicht vorhanden.

R VII (25jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 5,7 cm,
Kleinster „ „ „ 4,0 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	3	**2,5**	2
2	2	**2**	2
3	2	**1,5**	1
4	4	**3**	2
5	4	**3**	2

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
6	4	**3**	2
7	3	**2**	1
8	3	**2,5**	2
9	3	**2,5**	1,5
10	3	**1,8**	1
11	2	**1,6**	1
12	4	**2,6**	1
13	4	**3**	2
14	3	**1,7**	0,5
15	5	**2,4**	1
16	4	**2,6**	1
17	3	**2,2**	1
18	3	**2,2**	1
19	1	**1**	1
20	3	**2**	1
21/25	12 (2,4)	**8,2 (1,6)**	5 (1)

Durchschnittliche Ringbreite: 2,1 mm.

In der Tabelle sind die fünf letzten Ringe zusammengefaßt worden, da an manchen Stellen der Querscheibe die Grenzen so eng zusammenfließen, daß die Breite jedes einzelnen Ringes nicht mehr gemessen werden konnte. Die einem Ringe etwa zukommenden maximalen, mittleren und minimalen Ringbreiten sind in Klammern angedeutet.

Die Jahresgrenzen sind deutlich, aber nicht überall gleich scharf ausgebildet. Unvollständige Zonen mit äußerst zarten Begrenzungen kommen nur sehr selten vor. Innerhalb der 4. und 5. Grenze und außerhalb der 6. Grenze bemerkt man je eine feine, kreisförmige Linie.

R VIII (25jährig). — (Fig. 17, rechts.)

Größter Radius der Querscheibe: 4,0 cm,
Kleinster „ „ „ 2,2 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	7,7	**7,2**	6,3
2	3,7	**3,3**	2,9

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
3	2,4	**1,8**	1
4	4	**3,1**	2,6
5	2	**1,4**	1
6	1,8	**1**	0,4
7	3	**1,7**	0,8
8	1,8	**1,5**	1
9	0,9	**0,7**	0,2
10	0,9	**0,3**	0,2
11	1,4	**0,6**	0,2
12	4,2	**1,9**	0,9
13	2,6	**1,3**	0,6
14	2,2	**0,9**	0,4
15—25	8,8 (0,8)	**5,8 (0,5)**	1,2 (0,1)

Durchschnittliche Ringbreite: 1,3 mm.

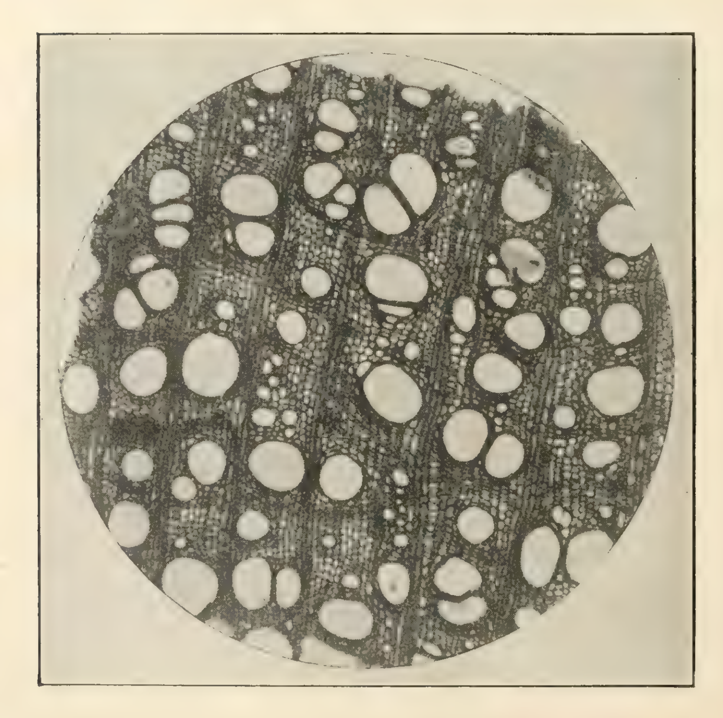


Fig. 14.
Tectona grandis; Mittel-Java R VIII (25jährig). Querschnitt aus der Peripherie mit 10—11 verschmolzenen Jahresringen. Vergr. 35fach.

Die geglättete Querschnittsfläche ist in Fig. 17, rechts abgebildet. Vom Mark aus bilden nur 14 Zonen vollständig geschlossene, wirkliche Jahresringe. Die Grenzen der übrigen Ringe verlaufen oft so eng nebeneinander, daß es unmöglich ist, einen ganzen Ring zu verfolgen. An manchen Stellen fließen die Grenzen sogar vollkommen zusammen, und man kann dann makroskopisch und mikroskopisch kaum noch etwas von einem Ringe wahrnehmen. In Fig. 14, in der eine Stelle wiedergegeben ist, wo 10—11 Ringe miteinander verschmelzen, lassen sich einige Spuren von Ringbildung nur undeutlich wiedererkennen.

Gefäße.

Wanddicke: 5—18 μ.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
1	10	135	**60**	10
5	10	155	**95**	10
10	11	150	**70**	15
15	10	145	**75**	10
20	10	130	**65**	15

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
2	8	90	**50**	20	Weitholz
6	9	105	**70**	20	
11	11	140	**65**	20	
16	10	135	**80**	35	
21	11	145	**90**	40	
2	9	70	**40**	10	Engholz
6	11	70	**35**	10	
11	10	60	**35**	10	
16	9	65	**40**	10	
21	10	55	**30**	10	

Die Gefäße erreichen keine bedeutende Lumenweite; die größeren sind vorwiegend auf die Parenchymschicht beschränkt. Größe, Zahl und Anordnung der meist isoliert stehenden Gefäße wechselt nicht nur in einem bestimmten Radius, sondern ist selbst an einem und demselben Ringe sehr verschieden. Sie vereinigen sich fast ausschließlich zu kleineren oder größeren radialen Gruppen.

Parenchym.

Das Parenchymband ist 1—8 (4) Zellen breit und bildet fast bei allen Ringen oft das einzige charakteristische Merkmal der Grenze, indem die ringförmige Lagerung von Gefäßen an den Jahresgrenzen stellenweise ganz unterbleibt. In Fig. 15 wird die Jahresgrenze bis auf zwei größere Gefäße nur durch Parenchym markiert. An denjenigen Stellen, wo die Ringe so dicht zusammenlaufen, daß überhaupt keine Grenze mehr wahrgenommen werden kann, ist das Parenchym sehr reichlich ausgebildet.

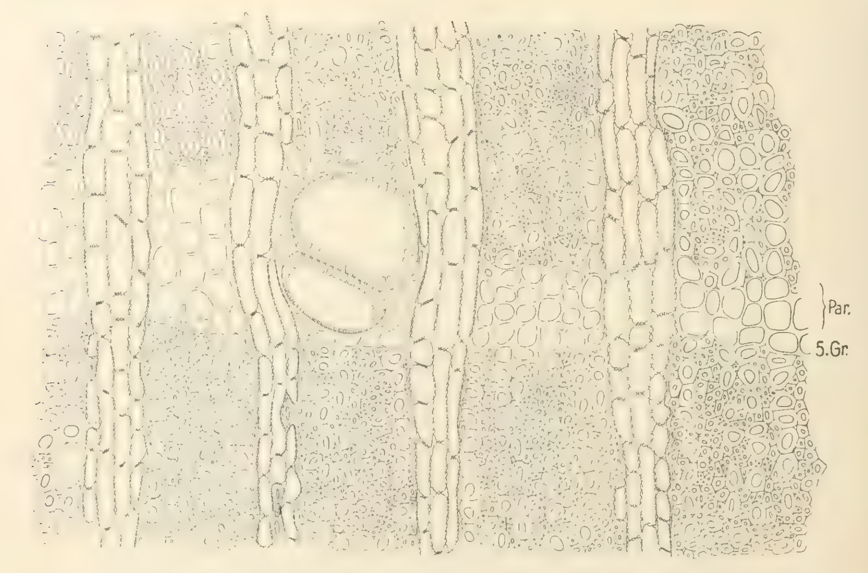


Fig. 15.
Tectona grandis: Mittel-Java R VIII. Querschnitt; Jahresringgrenze, wesentlich nur Parenchym, selten Gefäße. Vergr. 126 fach.

Ersatzfasern.

Durchschnittliche Lumenweite im Weitholz: 25 μ,
Wanddicke: 3—4 μ.
„ „ „ Engholz: 14 μ,
Wanddicke: 3,5—8 μ.

Nicht bei allen Grenzen ist mit der radialen Verkürzung der Ersatzfasern gleichzeitig auch eine Zunahme der Wandverdickung verbunden. Es gibt Grenzen, bei denen wohl ein Unterschied in

der Lumenweite, nicht aber in der Wanddicke besteht. Häufig sieht man parallel den Markstrahlen einreihige Züge weitlichtiger Ersatzfasern verlaufen, die bis 45 μ Lumenweite erlangen können.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen werden 3—34 (15) Zellen hoch und 1—4 (3) Zellen breit. Die Wanddicke schwankt zwischen 1 und 2,5. Die Markstrahlen ändern ihre Breite gewöhnlich nur dann, wenn eine Markstrahlzellenreihe in eine Reihe weitlumiger Ersatzfasern übergeht oder umgekehrt, wenn eine den Markstrahlen angelagerte, radiale Reihe weitlumiger Ersatzfasern sich in eine Reihe von Markstrahlzellen verwandelt. In vereinzelten Fällen werden die Markstrahlen von schieflaufenden, 1—2reihigen Zügen von Ersatzfasern durchbrochen (entsprechend wie in Fig. 6, S. 542).

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 1-,	2-,	3-,	4 reihige
1	11	5	6		
5	12	2	4	4	2
10	10	2	3	4	1
15	8	1	2	5	
20	9	1	2	6	

R IX (25jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 7,3 cm,
Kleinster „ „ „ 5,5 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	8	**6,6**	5
2	11	**8,8**	6
3	7	**6,4**	5
4	6	**5**	4
5	5	**4**	3
6	5	**4,5**	3
7	5	**4**	3
8	5	**4,4**	3
9	4	**3**	2
10	5	**3,4**	2

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
11	3	**2**	1
12	4	**3**	2 ·
13—25	15 (1,2)	**9 (0,6)**	4 (0,3)

Durchschnittliche Ringbreite: 2,6 mm.

Die 12 ersten Ringe sind durch scharf und deutlich hervortretende Jahresgrenzen charakterisiert. Die folgenden Ringe verlaufen an vielen Stellen so eng nebeneinander, daß es schwierig ist, mit bloßem Auge die einzelnen Grenzen noch sicher zu erkennen. Unvollständige Zonen oder verschwommene Streifen finden sich nirgends.

R X (25jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 5,7 cm,
Kleinster „ „ „ 4,0 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	7	**6**	4
2	23	**18,8**	13
3	28	**11**	5
4	13	**8,2**	2
5	5	**2,6**	1
6	6	**4,1**	2
7	3	**1,6**	1
8	5	**3**	2
9	4	**2,1**	1
10	4	**1,8**	1
11—25	25 (1,7)	**11,6 (0,8)**	2 (0,13)

Durchschnittliche Ringbreite: 2,6 mm.

Die Jahresgrenzen sind scharf ausgebildet. Der Verlauf der peripherischen Ringe ist teilweise ebenso schwer zu verfolgen wie bei R IX und R VIII. Zarte Linien, die einen ganzen Ringumfang einnehmen, bemerkt man dicht außerhalb der 1. Grenze und im 5. Ring und solche, die sich nur auf einen halben Umfang erstrecken, nahe der 11. und 20. Grenze.

R XI (25jährig). (Siehe Fig. 17, links).

Größter Radius der Querscheibe: 10,7 cm,
Kleinster „ „ „ 7,4 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	35	**31**	28
2	7,5	**5**	2
3	4	**3**	2
4	7,5	**5**	2,5
5	5,5	**4,2**	3
6	7	**5**	3,5
7	7	**4.6**	2
8	6	**3,7**	2
9	5	**4**	2
10	5	**4**	2
11	3,5	**2,5**	1,5
12	5	**3,5**	2
13	3	**1,5**	1
14	3,5	**1,8**	1
15	2	**1**	0,5
16	3	**1,3**	0,5
17	2	**1,1**	0,4
18	2	**1,5**	0,3
19	3	**1,6**	0,2
20—25	13,8 (2,3)	**6,2 (1)**	1,2 (0,2)

Durchschnittliche Ringbreite: 3,7 mm.

Die Ringgrenzen sind ziemlich scharf ausgebildet. Der erste Jahresring ist verhältnismäßig außerordentlich breit. Die äußersten Ringe laufen an manchen Stellen so dicht zusammengedrängt nebeneinander, daß man, wie bei den drei vorhergehenden Hölzern, den Verlauf der Grenzen makroskopisch kaum verfolgen kann. Unter dem Mikroskope dagegen lassen sich an diesen Stellen die einzelnen Jahresgrenzen noch deutlich voneinander unterscheiden.

R XII (25jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 5,5 cm,
Kleinster „ „ „ 4,5 „

Nummer der Jahresgrenzen	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	9	**7**	5
2	9	**6,5**	5
3	4	**2,5**	1

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
4	4	**2,5**	1
5	2	**1,4**	1
6	7	**4**	2
7	5	**4,5**	3
8	5	**3,5**	2
9	6	**3,3**	1
10	5	**3,2**	2
11	4	**1,4**	0,5
12	3	**1,7**	0,5
13	4	**2**	0,5
14	3	**1,1**	0,5
15—25	8 (0,7)	**4,5 (0,4)**	1 (0,1)

Durchschnittliche Ringbreite: 2,0 mm.

Die Jahresringe werden durch makroskopisch deutlich hervortretende Linien begrenzt. Auch hier fließen die äußeren Grenzen so sehr ineinander, daß selbst unter dem Mikroskope nichts mehr von einer Grenze wahrgenommen werden kann.

Gefäße (Wanddicke: 5—20 μ).

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
1	12	155	**75**	10
5	16	150	**80**	10
10	17	225	**95**	10
15	16	240	**110**	15
20	10	205	**90**	25

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
2	9	95	**70**	35	Weitholz
6	12	140	**110**	40	Weitholz
11	11	165	**115**	70	Weitholz
16	8	235	**140**	85	Weitholz
21	9	215	**135**	25	Weitholz
2	12	110	**60**	10	Engholz
6	15	110	**65**	15	Engholz
11	13	95	**50**	10	Engholz
16	12	105	**45**	10	Engholz
21	15	75	**55**	10	Engholz

Die Gefäße bilden im Parenchymband der Grenzen meist kleinere Gruppen, sonst stehen sie vorzugsweise isoliert. Die Querschnittsform der vereinzelt vorkommenden Gefäße ist gewöhnlich ein Kreis.

Parenchym.

Das Parenchymband ist 3—12 Zellen breit. Letztere haben eine mittlere Lumenweite von 27 μ; die Wanddicke schwankt zwischen 2 und 4 μ. Die axiale Streckung ist sehr stark und variiert zwischen 45 und 125 μ. Die in der Umgebung der Gefäße befindlichen Parenchymzellen besitzen nur geringe axiale Ausdehnung.

Ersatzfasern.

Durchschnittl. Lumenweite im Weitholz: 20 μ, Wanddicke: 3—4 μ.

Durchschnittl. Lumenweite im Engholz: 10 μ, Wanddicke: 3,5—6 μ.

Einreihige radiale Züge weitlumiger Ersatzfasern kommen häufig vor.

Fig. 16. *Tectona grandis;* Mittel-Java R XII. Querschnitt; im Markstrahl an einer Stelle statt Parenchym Ersatzfasern. Vergr. 163 fach.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen sind 5—85 (43) Zellen hoch und 1—5 (4) Zellen breit.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 1-,	2-,	3-,	4-,	5reihige
1	8	2	2	4		
5	20	1	2	2	4	1
10	9	1	2	3	3	
15	10	2	3	1	4	
20	10	1	3	1	3	2

Eine ganz vereinzelte Erscheinung gibt **Fig. 16** wieder. Die linke Zellenreihe des 3reihigen Markstrahles geht nahe der 15. Grenze in eine kurze Reihe weitlumiger Ersatzfasern über. An der Grenze selbst setzt sich diese Reihe in eine Reihe von Parenchymzellen fort, die durch ihre außerordentliche Lumenweite sich sehr augenfällig von der angrenzenden Parenchymschicht abheben. Aber kurz nach dem Übertritte des Markstrahls aus dem Parenchymband in die Weitholzschicht verwandelt sich die Reihe der weitlichtigen Parenchymzellen in eine Markstrahlzellenreihe, und der Markstrahl läuft dann wieder 3reihig weiter.

Kurze Zusammenfassung der an den R-Hölzern gemachten Beobachtungen.

Auf allen Querscheiben sind die Jahresringe im großen und ganzen als scharf und deutlich abgegrenzte Zonen zu sehen. Nur die peripherischen Ringe gehen an manchen Stellen so eng neben-

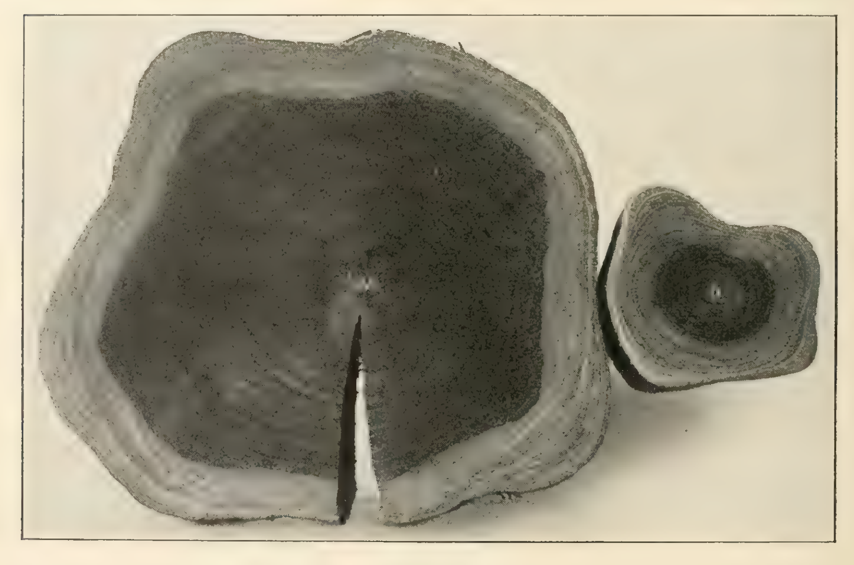


Fig. 17.
Tectona grandis: Mittel-Java; links: R XI, rechts: R VIII. Beide 25jährig; R XI auf gutem, R VIII auf schlechtem Boden gewachsen. $^4/_9$ natürl. Gr.

einander her, daß es makroskopisch kaum mehr möglich ist, jeden einzelnen Ring genau zu verfolgen. Manchmal läßt sich auch selbst unter dem Mikroskope keine Grenze mehr erkennen. Die ersten

Ringe sind gewöhnlich breit; sonst haben die Jahresringe eine äußerst geringe durchschnittliche Breite. Wie sehr die Ausbildung der Ringe von der Beschaffenheit des Bodens abhängt, zeigt Fig. 17, in der die Querschnitte zweier gleich alter Hölzer abgebildet sind.

Es sind dies die oben beschriebenen Querscheiben R XI und R VIII, von denen erstere auf gutem, letztere aber auf schlechtem, kalkhaltigem Lehmboden gewachsen ist. Die verschiedene Qualität des Bodens kommt in der Ringbildung dadurch zum Ausdrucke, daß die durchschnittliche Ringbreite bei R XI 3,7 mm, bei R VIII dagegen nur 1,3 mm beträgt. Auch im anatomischen Bau machen sich die Unterschiede in der Beschaffenheit des Bodens bemerkbar. Während der Gefäßdurchmesser bei R VIII 145 μ beträgt, wird er bei R III 220 μ und bei R XII 245 μ groß. Das Parenchymband wird bei dem auf gutem Boden gewachsenen R XII bedeutend breiter als bei R VIII. Die Markstrahlen werden bei R XII bis 85 Zellen, bei R III sogar bis 105 Zellen hoch, bei R VIII beträgt das Maximum nur 37 Zellen.

Die nun zu besprechenden, in der Liste mit P bezeichneten Hölzer zeigen teilweise große Ähnlichkeit mit denen der vorhergehenden Abteilung (111° östl. Länge von Greenwich, Ost-Java als Mittel-Java bezeichnet).

P 8 (24jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 8,5 cm,
Kleinster „ „ „ 4,6 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	8	**7**	5
2	5	**4**	2
3	8	**6**	4
4	5	**3,7**	2
5	5	**4**	2
6	7	**5,6**	3
7	6	**4,7**	3
8	5	**4,3**	3
9	8	**5**	5

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
10	5	**4**	3
11	5	**3**	2
12	3	**2**	1
13	3	**2,3**	1
14	5	**3,4**	2
15	3	**2**	1
16—25	10 (1,0)	**7,6 (0,8)**	4 (0,4)

Durchschnittliche Ringbreite: 2,8 mm.
Alle Grenzen sind sehr scharf ausgebildet.

P 11 (25jährig). — (Fig. 18, rechts.)

Größter Radius der Querscheibe: 7,5 cm,
Kleinster „ „ „ 4,0 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	.7	**6**	5
2	3	**2,3**	2
3	5	**3,6**	2
4	5	**4**	3
5	5	**3**	1
6	3	**2,8**	1
7	2	**2**	1
8	1	**1**	0,3
9	2	**0,8**	0,2
10	3	**1**	0,2
11	3,5	**2**	1
12	5	**2**	1
13	5	**2,4**	1
14	4	**1,8**	1
15	5	**2,8**	1
16—25	21 (2,1)	**13,5 (1,3)**	4 (0,4)

Durchschnittliche Ringbreite: 2,2 mm.

Die Jahresgrenzen sind makroskopisch gut zu erkennen. Nur an der Peripherie verlaufen einige wenige Ringe so dicht nebeneinander, daß sie wie zu einem einzigen Ringe verschmolzen zu sein scheinen.



Fig. 18.
Tectona grandis; Mittel-Java. Links: P 12, 27jährig; rechts: P 11, 25jährig.
$^4/_9$ natürl. Gr.

P 12 (27jährig). — (Fig. 18, links.)

Größter Radius der Querscheibe: 10,5 cm,
Kleinster „ „ „ 5,8 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	12	**11**	10
2	13	**9**	6
3	8	**4,5**	2
4	13	**9**	4
5	10	**8**	5
6	10	**8**	6
7	8	**6**	3
8	5	**4**	3
9	4	**4**	2
10	3	**2**	1
11	3	**1,6**	1
12	3	**2**	1
13—27	23 (1,5)	**13,5 (0,9)**	4 (0,3)

Durchschnittliche Ringbreite: 3,00 mm.

Alle Grenzen zeichnen sich durch große Schärfe aus. Selbst an denjenigen Stellen, wo die äußeren Ringe ganz eng zusammengedrängt sind, lassen sich bei scharfer Beobachtung die Grenzen noch gut auseinander halten. Unter dem Mikroskope kann man,

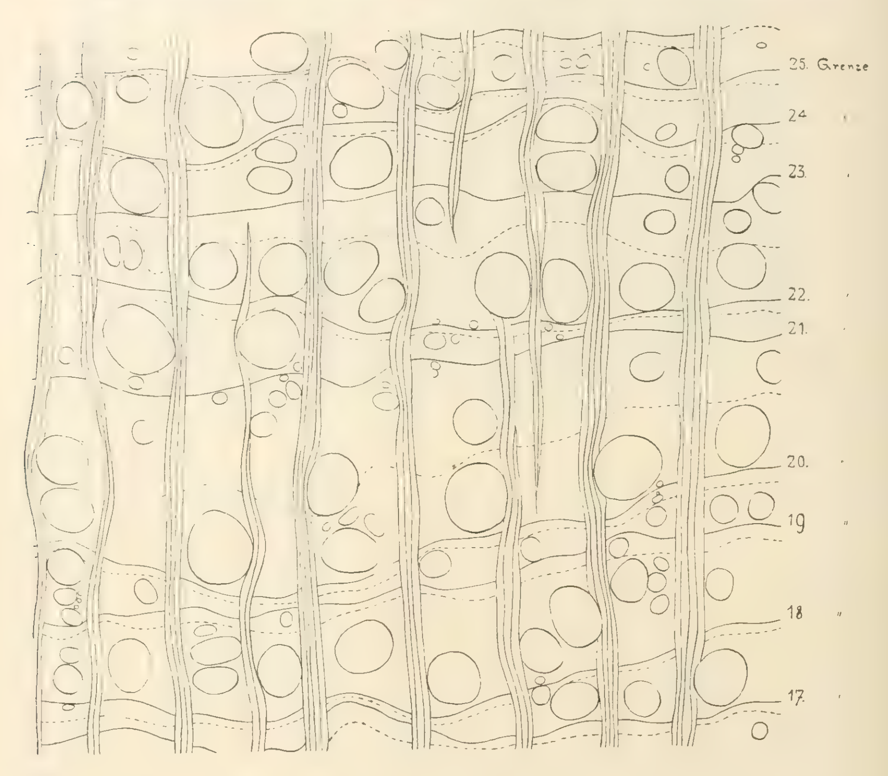


Fig. 19. *Tectona grandis;* Mittel-Java P 12. Querschnitt; sehr schmale Jahresringe. Die gestrichelten Linien geben die äußere Grenze des Parenchymbandes mit Gefäßen (Weitholz) an; Engholz ganz schmal aus Ersatzfasern. Vergr. 40fach.

im Gegensatz zu R VIII, jeden einzelnen Ring deutlich verfolgen (Fig. 19). Bei den sehr schmalen Ringen ist das Engholz auf eine nur wenige Zellen breite Zone tangential stark abgeplatteter Ersatzfasern beschränkt.

Gefäße (Wanddicke: 3—28 μ).

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
2	13	290	**220**	180
5	11	285	**195**	70
10	14	270	**180**	95

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
15	10	280	**210**	125
20	13	305	**200**	90
25	9	280	**175**	45

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
3	7	215	**175**	110	Weitholz
6	6	270	**205**	40	Weitholz
11	6	255	**190**	130	Weitholz
16	5	260	**220**	135	Weitholz
21	7	245	**195**	120	Weitholz
3	42	70	**30**	10	Engholz
6	24	90	**40**	10	Engholz
11	23	80	**45**	10	Engholz
16	17	120	**40**	10	Engholz
21	22	95	**30**	10	Engholz

Parenchym.

Das Parenchymband ist im Durchschnitt 8 Zellen breit, kann aber bisweilen die enorme Mächtigkeit von 18 Zellen erreichen.

Ersatzfasern.

Durchschnittliche Lumenweite im Weitholz: 32 μ,
Wanddicke: 2,5—4,5 μ.
" " " Engholz: 18 μ,
Wanddicke: 4—5 μ.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen sind 7—42 (22) Zellen hoch und 2—4 (3) Zellen breit, erreichen also im Vergleich zu den auf gutem Boden gewachsenen R- und P-Hölzern eine sehr geringe vertikale Ausdehnung.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 1-,	2-,	3-,	4 reihige
2	9	2	1	1	3
5	7	1	1	4	1
10	7		2	3	2
15	9	1	4	3	1
20	8		1	5	2
25	9	1	1	4	3

P 17 (25jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 10,0 cm,
Kleinster „ „ „ 7,0 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	7	**5,2**	4
2	8	**5,2**	4
3	10	**6,5**	2
4	9	**6,8**	5
5	14	**7**	2,5
6	10	**7,4**	4
7	9	**6,8**	3
8	7,5	**5,8**	2,5
9	7	**4**	2
10	3,2	**2,5**	1,3
11	2,6	**2,2**	0,7
12	2,3	**1,8**	1
13	3	**1**	2,2
14	6,5	**3,2**	5
15	4,5	**3,2**	2,5
16	2,7	**1,8**	1,2
17	4,8	**3,6**	2,4
18	4,5	**3,8**	2,3
19	4	**3,1**	2,2
20	4	**3,2**	2,1
21	3	**1,6**	1
22	3,4	**2,1**	1,2
23	2,3	**1,6**	1
24	3,3	**2,2**	1,2
25	4	**2,4**	1,5

Durchschnittliche Ringbreite: 3,7 mm.

Der Querschnitt zeigt scharf markierte Ringe. Auf die 1. und 12. Grenze folgt im Abstand von ca. 1 mm je eine feine Kreislinie mit deutlicher Abgrenzung. Diese beiden schmalen Zonen entsprechen aber jedenfalls keinen jährlichen Zuwachsperioden.

Gefäße.

Wanddicke: 3—30 μ.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
5	6	215	**160**	105
10	7	190	**145**	110
15	6	195	**165**	100
20	6	195	**150**	110
24	5	210	**170**	115

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
6	5	180	**135**	90	Weitholz
11	4	205	**150**	110	Weitholz
16	4	195	**165**	105	Weitholz
21	6	235	**180**	145	Weitholz
6	16	65	**35**	20	Engholz
11	12	90	**45**	15	Engholz
16	10	110	**90**	10	Engholz
21	7	120	**70**	30	Engholz

Zahl und Größe der Gefäße unterliegen in den verschiedenen Ringen keinen großen Schwankungen.

Parenchym.

Das Parenchymband ist 1—6 (3) Zellen breit, an manchen Stellen oft auch ganz unterdrückt.

Ersatzfasern.

Durchschnittliche Lumenweite im Weitholz: 24 μ,
Wanddicke: 3—4,5 μ.
„ „ „ Engholz: 15 μ,
Wanddicke: 4—5 μ.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen werden 8—36 (20) Zellen hoch und 1—4 (3) Zellen breit.

P 18 (6jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 6,0 cm,
Kleinster „ „ „ 4,0 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	6	**5**	4
2—3	33 (16,5)	**23 (11,5)**	18 (9)
4	18	**10**	7
5	10	**6**	3
6	6	**3,6**	1,5

Durchschnittliche Ringbreite: 8,0 mm.

Die 1., 4., 5. und 6. Grenze sind als deutliche Linien sichtbar. Die 3. Grenze ist auf einem kleineren Teil des Umfanges verschwommen. Die 2. Grenze kam überhaupt nicht zur Ausbildung. Eine größere Anzahl mehr oder weniger verwaschener Farbenringe erinnert an die bei den W-Hölzern so häufig vorhandenen ringförmigen, dunklen Streifen.

P 19 (6jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 6,3 cm,
Kleinster „ „ „ 2,8 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	14	**12**	10
2—5	37 (9,2)	**26,3** (8,8)	10 (2,5)
6	14	**7,3**	2

Durchschnittliche Ringbreite: 7,6 mm.

Nur die 1., 5. und 6. Grenze sind scharf ausgebildet. In dem Ringe von der 1. bis zur 5. Grenze sieht man fünf feine, unvollständige Kreislinien verlaufen, von denen drei etwas stärker hervortreten als die beiden anderen. Ferner bemerkt man noch einige undeutliche Farbenzonen.

P 20 (5jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 8,2 cm,
Kleinster „ „ „ 4,0 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	11	**9**	7
2	27	**20**	13
3	30	**19**	9
4	20	**12**	4
5	7	**5**	3

Durchschnittliche Ringbreite: 13,0 mm.

Der Ringbau tritt deutlich hervor. Verschwommene, vollständige und unvollständige, dunkle Zonen sind in jedem Ringe wahrzunehmen.

Gefäße.

Wanddicke: 4—28 μ.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
2	7	185	**165**	95
4	4	210	**155**	140

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
3	6	180	**145**	110	Weitholz
5	5	215	**160**	80	Weitholz
3	14	120	**90**	15	Engholz
5	15	115	**105**	20	Engholz

Parenchym.

Das Parenchymband ist 1—5 Schichten breit. Auf großen Strecken der 2. und 3. Grenze unterbleibt die Parenchymbildung vollständig, und die Grenzen werden dann durch den Gegensatz enger, dickwandiger und weiter, dünnwandiger Ersatzfasern markiert.

Ersatzfasern.

Durchschnittliche Lumenweite im Weitholz: 30 μ,
Wanddicke: **3** μ.
„ „ „ Engholz: 22 μ,
Wanddicke: 3—4,5 μ.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen werden 3—84 (40) Zellen hoch und 1—7 (5) Zellen breit.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 1-,	2-,	3-,	4-,	5-,	6 reihige
2	10		2	6		1	1
4	9		2	1	3	3	

P 27 (27jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 10,0 cm,
Kleinster „ „ „ 4,5 „

Nummer der Jahresringe	Ringbreite in mm		
	Maximum	Mittel	Minimum
1	10	7,5	6
2	5	3,3	3
3	4	3,5	3
4	6	3,6	2
5	5	3,7	2
6	10	6	3
7	8	5,3	3
8	4	3	2
9	4	3	2
10	4	3	1
11	4	2,5	0,5
12	5	3	0,5
13	4	3	1
14	4	2,5	1
15	4	2	1
16—27	32 (2,7)	13 (1,1)	4 (0,3)

Durchschnittliche Ringbreite: 2,6 mm.

Die Jahresringe sind scharf abgegrenzt. Die äußeren Grenzen verlaufen an manchen Stellen so nahe nebeneinander, daß man sie makroskopisch nicht sofort erkennen kann.

Kurze Zusammenfassung der an den P-Hölzern gemachten Beobachtungen.

Fast bei allen Jahresringen ist die Abgrenzung außerordentlich scharf und deutlich. Nur bei P 18 und P 19 können die Grenzen sehr stark verwischt werden. Ringförmige, verwaschene Streifen finden sich nur bei P 18, P 19 und P 20. Diese auf ziemlich gutem Boden gewachsenen Hölzer besitzen auch die größten durchschnittlichen Ringbreiten und die höchsten und breitesten Markstrahlen. Die übrigen Hölzer sind in ihren mittleren Ringbreiten nur wenig voneinander verschieden. Das auf schlechtem Boden gewachsene P 17 steht mit 3,7 mm merkwürdiger-

weise vor P 12, trotzdem dieses auf besserem Boden gestanden hatte. Was dagegen die Zahl und Größe der Gefäße und die Breite der Parenchymschicht anbelangt, so übertrifft P 12 die anderen P-Hölzer weitaus.

Werfen wir nun noch einen kurzen Überblick über die an den W-, R- und P-Hölzern festgestellten Tatsachen, so ergeben sich folgende Resultate:

Alle drei Gruppen besitzen Jahresringe in Form von geschlossenen, scharf markierten Zonen. Die Schärfe der Abgrenzung ist aber nicht überall gleichmäßig; sie variiert nicht nur in den verschiedenen Gruppen, sondern selbst an einem und demselben Exemplare. Man kann sagen, daß die Deutlichkeit der Zonengrenzen wesentlich abhängt von der Breite des Parenchymbandes, der Anzahl und Größe der von denselben eingehüllten Gefäße und von dem Grade der radialen Verkürzung der Engholzelemente.

Bei den W-Hölzern können die Grenzen manchmal ganz oder teilweise undeutlich oder verschwommen werden. Diese Erscheinung kommt bei den R-Hölzern gar nicht, bei den P-Hölzern nur bei P 18 und P 19 vor. Bei der W-Gruppe sind alle Grenzen immer in makroskopisch deutlich merkbaren Abständen voneinander entfernt. Niemals verlaufen sie so eng beisammen wie bei einem Teile der R- und P-Hölzer. Hier ist es bei den peripherischen Ringen stellenweise fast unmöglich, mit bloßem Auge die einzelnen Grenzen noch deutlich zu erkennen. Bei der R-Gruppe kann sogar eine vollständige Verschmelzung der Zonen eintreten, so daß selbst unter dem Mikroskope nichts mehr von einem Ringbaue wahrzunehmen ist (Fig. 14).

Außer den Jahresringen sind bei den W-Hölzern kleinere oder größere, unvollständig abgegrenzte Zuwachszonen vorhanden. In unmittelbarer Nähe der Grenzen beobachtet man auch sehr häufig feine, zarte Linien, die meist ohne Unterbrechung über die ganze Querscheibe verlaufen. Bei den R- und P-Gruppen finden sich diese Linien nur ganz vereinzelt. Ringförmige, dunkle, mehr oder weniger verwaschene Streifen sind besonders für die W-Hölzer charakteristisch, bei denen sie in jedem Exemplare zahlreich vertreten sind. Der R-Gruppe gehen diese Farbenringe,

mit Ausnahme von R III, vollständig ab; bei der P-Gruppe sind nur P 18, P 19 und P 20 mit jenen verschwommenen, konzentrischen Zonen versehen. Die anatomische Untersuchung der schmalen, ganz dunkeln Streifen, die gegen die angrenzenden Schichten etwas deutlicher abgesetzt sind, läßt typisches Engholz erkennen.

Was die Anatomie der verschiedenen Hölzer betrifft, so sind die Größenverhältnisse der Elementarorgane aus den verschiedenen



Fig. 20.
Tectona grandis; Mittel-Java R VIII, schlechter Boden. Tangentialer Schnitt. Vergr. 50fach.

Tabellen zu ersehen. Bestimmte Gesetzmäßigkeiten lassen sich nicht aufstellen. Nur in der Verteilung und den Größenverhältnissen der Gefäße zeigt sich bei den auf ungefähr gleichwertigen Böden gewachsenen Hölzern eine gewisse Übereinstimmung. Durchmustert man die in den Tabellen aufgeführten Zahlen, so findet man, daß die Hölzer mit besserem Standort diejenigen mit ungünstigem Boden an Zahl und Größe der Gefäße im Verhältnis weit übertreffen [W 4 (S. 538), W 22 (S. 554), R XII (S. 567), P 12 (S. 574) gut; R VIII (S. 563) schlecht.]

Auch zeichnen sich die Jahresgrenzen der auf gutem oder feuchtem Boden gewachsenen Bäume stellenweise durch enorme Verbreiterungen des Parenchymbandes aus (W 4, Fig. 5). Die höchsten Markstrahlen besitzt die W-Gruppe. Die in den Fig. 20 und 21 abgebildeten Tangentialschnitte zeigen den auffallenden Unterschied, wie er in der Höhe der Markstrahlen zweier auf verschiedenem Boden gewachsenen Hölzern zum Ausdruck kommt.



Fig. 21.
Tectona grandis; Mittel-Java W 4, guter fruchtbarer Boden.
Tangentialer Schnitt. Vergr. 50fach.

Wir wenden uns nun zur Besprechung der aus West-Java stammenden, in Tabelle II verzeichneten Hölzer. Auf der beigelegten Karte (Fig. 22) kann man die hauptsächlichsten in der Liste angegebenen Orte wiederfinden.

Während in Ost-Java, abgesehen von verschwindenden Ausnahmen, bei allen Hölzern die Jahresringe als vollständige, geschlossene Zonen scharf ausgebildet sind, so begegnen wir bei den

Tabelle II.

Nummer der Djati-Scheiben	Name und Lage der Djati-Anpflanzung			
	Name	Dorf (Desha)	Bezirk	Abteilung
1 2	Paselcon	Selaawi	Goenangparang	Soekaboemi
3 4	Tjipetir	Semplak	Palaboehan	desgl.
9 10	Tjihoerang	Tjikanjere	Tjipoetri	Tjiandjoer
11 12	Pasir Rasamala	desgl.	desgl.	desgl.
13 14	Pasir Sindoek	Tjidjedil	desgl.	desgl
15 16	Paloembonkidoel	Tjitamiang	Tjikalong	desgl.
17 18	Tjiramaewoh	desgl.	desgl.	desgl.

1) Wenig zuverlässig.

Tabelle II.

Höhe über dem Meere	Alter[1])	Grund- und Bodenbeschaffenheit	Nächste Warte für Regen-Beobachtung	Abfall der Blätter
840 m	54 Jahre	vulkanisch, gute Qualität, Boden wellig; (Vulkanisch, Andesit, Basalt)	Soekaboemi	Abfallen der Blätter allmählich in den Monaten Juli bis Mitte Oktober
770 „	54 „	vulkanisch, steinig, wenig fruchtbar, Boden hügelig; (Vulkanisch, Andesit, Basalt)	desgl.	desgl.
800 „	55 „	Breccien-Schicht, kalkhaltig, wenig Humus, fruchtbar, Boden wellig; (Jungtertiär, Breccienetage)	desgl.	desgl.
1000 „	50 „	desgleichen	desgl.	desgl.
700 „	58 „	vulkanisch, gute Qualität, Boden wellig; (Vulkanisch, Andesit, Basalt)	zwischen Gede und Tjiandjoer	desgl.
280 „	45 „	wie oben, steinig; (Vulkanisch, Andesit, Basalt)	Paloembon	Blattfall allmählich, beginnt früher, von Juni bis Mitte September
200 „	34 „	Breccien-Schicht, fruchtbar, steinig, Boden wellig	desgl.	desgl.

Hölzern aus West-Java allen möglichen Übergängen zwischen ganzen, deutlich begrenzten Jahresringen und unvollständigen, verschwommenen Zuwachszonen. Ein Blick auf die Fig. 23, 26 und 27 belehrt, welche große Unregelmäßigkeiten in der Zonenbildung bestehen.

Wir beginnen zunächst mit

Nr. 1 (54jährig).

Größter Radius der Querscheibe:	23,5	cm,
Mittlerer „ „ „	18,2	„
Kleinster „ „ „	9,5	„

Durchschnittliche Ringbreite: 3,7 mm.

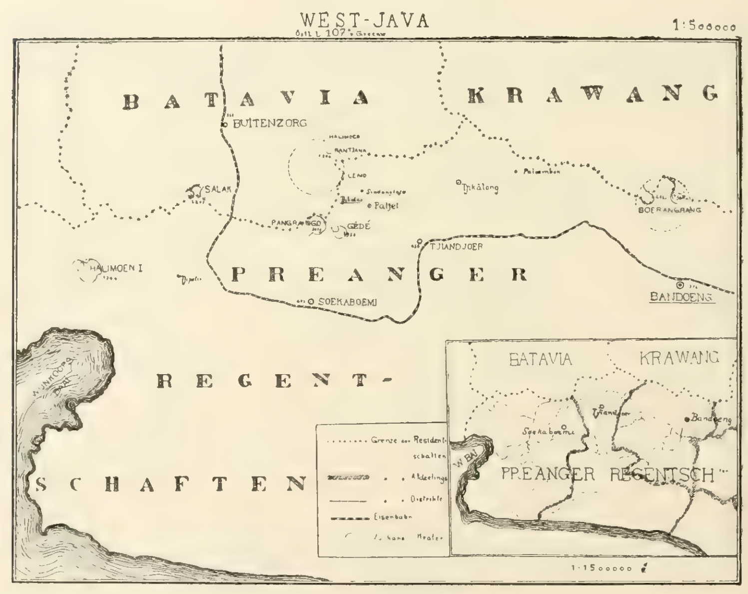


Fig. 22.
Karte eines Teiles von West-Java (Preanger), 107° östl. Länge von Greenwich; die kleine Karte speziell die Gegend von Soekaboemi $^1/_8$ verkleinert.

Die Zonengrenzen sind im allgemeinen deutlich ausgebildet. Die Zuwachszonen sind entweder vollständige, ununterbrochene, scharf abgegrenzte Jahresringe oder unvollständige Bruchstücke von solchen mit deutlicher oder verschwommener Abgrenzung. Die äußeren Ringe verlaufen als geschlossene Zonen über den ganzen Querschnitt; die inneren Ringe dagegen haben einen so unregelmäßigen Verlauf, daß es sehr schwierig ist, einen einzigen Ring

genau zu verfolgen. Am besten gibt hierüber die Fig. 23 Aufschluß.

Die gestrichelten Linien bedeuten die dunkeln, verwaschenen Streifen, in welche die scharf markierten Grenzen allmählich übergehen können.

Die erste Grenze bildet eine vollständig geschlossene Linie, die zweite ist nur eine kleine Strecke weit sehr deutlich; nach der

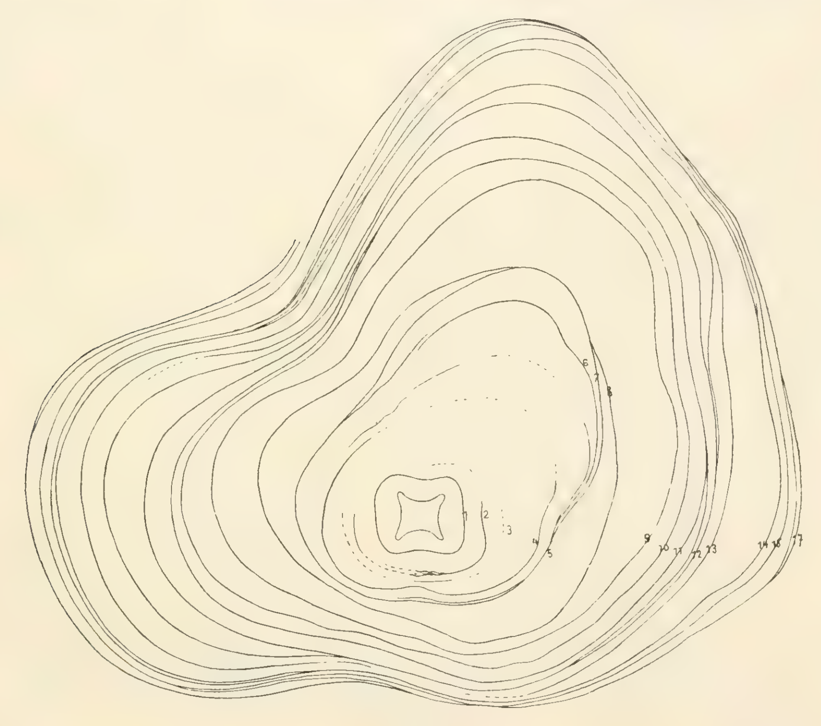


Fig. 23.
Tectona grandis: West-Java Nr. 1 (54 jährig). Querschnitt des inneren Stammes (17 Jahre). $^{2}/_{3}$ natürl. Gr.

einen Seite wird sie verschwommen, nach der anderen löst sie sich in drei äußerst feine, zarte, kleine Linien auf, wird dann verwaschen und läuft allmählich aus. Die 3. Grenze wird durch einen halbkreisförmigen, verschwommenen Streifen angedeutet. Die vierte Grenze ist teils scharf, teils verwischt. Die 5. Grenze zeigt neben ihrer Unvollständigkeit alle Abstufungen in der Deutlichkeit der Begrenzung. Vom 6. Ring an wird der Verlauf der Grenzen äußerst kompliziert und unregelmäßig, da benachbarte Grenzen an ver-

schiedenen Stellen sich miteinander vereinigen. Erst vom 17. Ringe ab treten die Zonen wieder ohne Unterbrechung auf.

Gefäße.

Wanddicke: 4—18 μ.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
7	8	195	170	135
19	3—7	280	255	220
29	6	255	205	125
39	5	265	220	140
49	5—6	340	325	310

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
8	9	190	140	95	Weitholz
20	9	260	215	145	
30	8	255	205	120	
40	10	240	185	80	
50	10	270	210	90	
8	8	135	105	30	Engholz
20	20	130	100	35	
30	12	110	90	45	
40	9	160	125	70	
50	21	125	85	30	

Die Gefäße stehen meist einzeln und haben elliptische Querschnittsform mit radial gestellter großer Achse.

Parenchym.

Die tangentiale Parenchymschicht ist 3—12 Zellen breit und an einem und demselben Ringe oft von verschiedener Mächtigkeit. Das paratracheale Parenchym umhüllt die Gefäße gewöhnlich in Form eines einschichtigen Mantels. Es kann aber auch in größeren, vorwaltend radial zugespitzten, seitlichen Komplexen den Gefäßen angelagert sein (Fig. 24). Auf Tangentialschnitten lassen sich diese parenchymatischen Lagen leichter erkennen. Weniger häufig sind einreihige radiale Züge weitlumiger Parenchymzellen, die längs der Markstrahlen oder frei im Grundgewebe verlaufen (Fig. 24 *Pr*).

Ersatzfasern.

Durchschnittliche Lumenweite im Weitholz: 32 μ,
Wanddicke: 2,5—6 μ.
" " " Engholz: 18 μ,
Wanddicke: 3—6,5 μ.

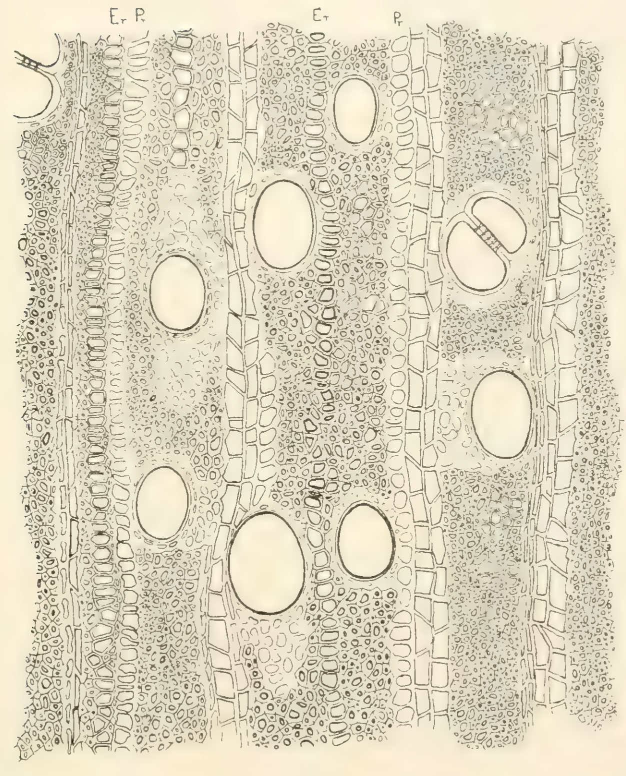


Fig. 24.
Tectona grandis: West-Java Nr. 1. Querschnitt; *Er* = radiale Reihe von Ersatzfasern, *Pr* = Parenchymzellen. Vergr. 25fach.

Die Unterschiede in den Streckungsverhältnissen der Ersatzfasern und in deren Wandverdickungen sind oft an derselben Zuwachsgrenze sehr variabel. Je stärker diese Unterschiede ausgeprägt sind, desto schärfer wird die betreffende Stelle markiert.

Weitlumige Ersatzfasern sind nicht nur in Form einreihiger, radialer Züge vertreten, sondern finden sich auch in kleineren oder größeren Gruppen da und dort zerstreut vor (Fig. 24).

Markstrahlen.

Die Markstrahlen sind 4—34 (18) Zellen hoch und 1—6 (4) Zellen breit. Die Breite der Markstrahlzellen unterliegt großen Schwankungen (Fig. 24). Die Wand kann bis 3 μ dick werden.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen					
		1-,	2-,	3-,	4-,	5-,	6reihige
7	7		2		2	3	
19	7	1	1		3	2	
29	8	2	2	2			2
39	8	2		3	2	1	
49	8		2	1	3	1	1

Im Engholz sind die Markstrahlzellen gewöhnlich radial verkürzt. Ein Markstrahl kann sowohl breite als auch schmale Zellenreihen enthalten (Fig. 24).

Nr. 2 (54jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 22 cm,
Mittlerer „ „ „ 19 „
Kleinster „ „ „ 14 „
Durchschnittliche Ringbreite: 3,7 mm.

Im Verlauf der 24 ersten Ringe gleicht Scheibe Nr. 2 vollkommen der Scheibe Nr. 1. Der Übergang scharf abgegrenzter Zonen in undeutliche, verwaschene Streifen tritt bei Nr. 2 sogar noch viel häufiger in die Erscheinung. An einer Stelle fließen 12 Ringe (der 13.—24.) fast bis zur völligen Verschmelzung zusammen; der Abstand der 12. Grenze von der 24. beträgt an dieser Stelle nur 2,5 mm. Die auf die 24. Grenze folgenden Ringe sind von ziemlich gleichmäßiger Breite, nur wenige Ringe erreichen manchmal eine über den Durchschnitt weit hinausragende Breite. So wird z. B. der 36. Ring an einer bestimmten Stelle 19 mm breit.

Nr. 3 (54jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 19 cm,
Mittlerer „ „ „ 16 „
Kleinster „ „ „ 11 „
Durchschnittliche Ringbreite: 3,2 mm.

Die ersten 20 Ringe bilden größtenteils unvollständige, deutliche oder verschwommene Zonen. Etwa vom 20. Ringe an werden die Abgrenzungen allgemein scharf. Die Grenzen zweier Ringe vereinigen sich manchmal eine Strecke weit zu einer einzigen, so daß an den Vereinigungspunkten die vorhergehende Grenze den Eindruck macht, als ob sie sich gegabelt hätte.

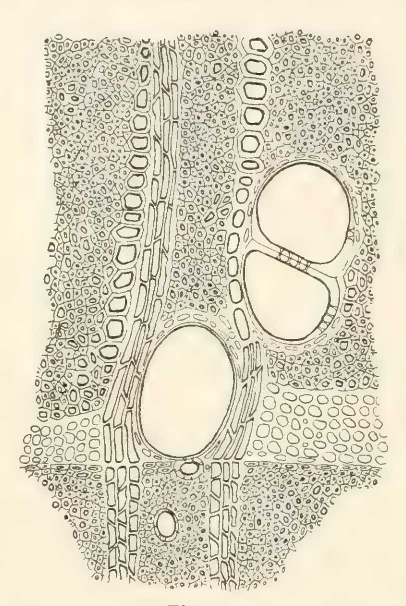


Fig. 25.
Tectona grandis; West-Java Nr. 2. Querschnitt; Markstrahlzelle in weitlumiges Parenchym übergehend. Vergr. 25fach.

Die Größenverhältnisse und Anordnungsweise der Elementarorgane zeigen eine ziemliche Übereinstimmung mit Nr. 1. Dann und wann treten im anatomischen Bau mancher Stellen gewisse Unregelmäßigkeiten auf, von denen ich einen Fall hervorheben möchte. In Fig. 25 bemerkt man, wie der rechte, 3reihige Markstrahl in eine kurze Reihe äußerst weitlumiger Parenchymzellen übergeht, welche dann weiter nach außen hin durch weitlumige Ersatzfasern vertreten werden.

Nr. 4 (54jährig).

Größter Radius der Querscheibe:	26 cm,
Mittlerer „ „ „	20 „
Kleinster „ „ „	12 „

Durchschnittliche Ringbreite: 3,7 mm.

Von außen nach innen lassen sich deutlich 44 scharf abgegrenzte Jahresringe zählen. Die folgenden zentralen Zonen (10 Jahren entsprechend) zeigen nur noch Andeutungen von Ringbildungen.

Nr. 10 (wahrscheinlich 44jährig).

(Nr. 9 soll erst nach Nr. 10 besprochen werden.)

Auf verschiedenen Radien schwankt die Anzahl der Zonen zwischen 41 und 47; als vermutliches Alter darf man jedenfalls 44 Jahre annehmen.

Größter Radius der Querscheibe:				16,5 cm,
Mittlerer	„	„	„	12 „
Kleinster	„	„	„	7,5 „

Durchschnittliche Ringbreite: 3,8 mm.

Den Verlauf der inneren Ringe ersieht man am besten aus der Fig. 26. Die zentralen Grenzen sind feine, deutliche Linien, die in engen Abständen aufeinander folgen und häufig ineinander übergehen. Daneben finden sich auch kleinere, unvollständige Zonen. Die 17 äußeren Ringe bilden vollständig geschlossene Jahreszonen.

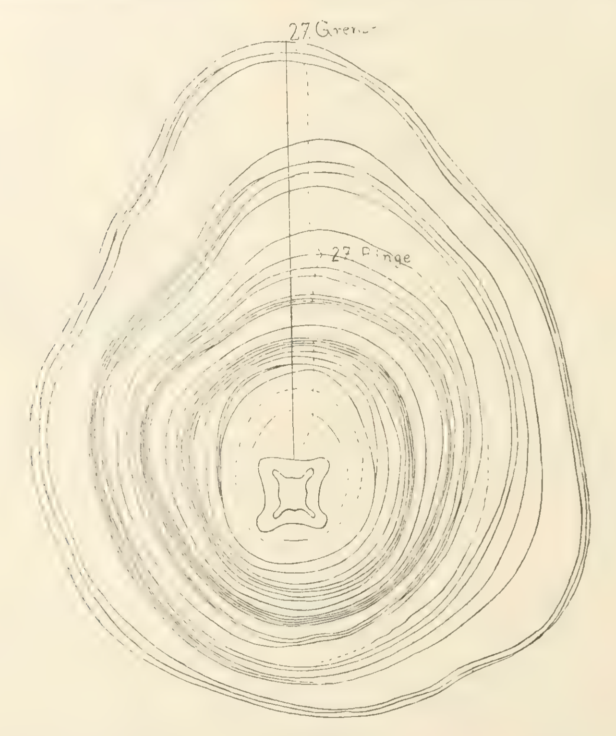


Fig. 26.
Tectona grandis: West-Java Nr. 10 (ca. 44 jährig). Querschnitt des inneren Stammes (27 Jahre). $^2/_3$ natürl. Gr.

Nr. 9 (wahrscheinlich 44jährig).

Größter Radius der Querscheibe:				16 cm,
Mittlerer	„	„	„	12 „
Kleinster	„	„	„	8 „

Durchschnittliche Ringbreite: 3,8 mm.

Die äußeren 21 Ringe sind als geschlossene, ununterbrochene Zonen sichtbar. Zählt man nun die Grenzen nach innen weiter, so ergeben sich für die ganze Querscheibe höchstens 33 Ringe. Der Zuwachs von der Breite *a* (Fig. 27) müßte demnach in einer 3jährigen Periode gebildet worden sein. Das ist jedenfalls sehr unwahrscheinlich, wenn man in Betracht zieht, daß Nr. 9 dieselben Dimensionen hat wie Nr. 10. Da beide Hölzer auf dem-

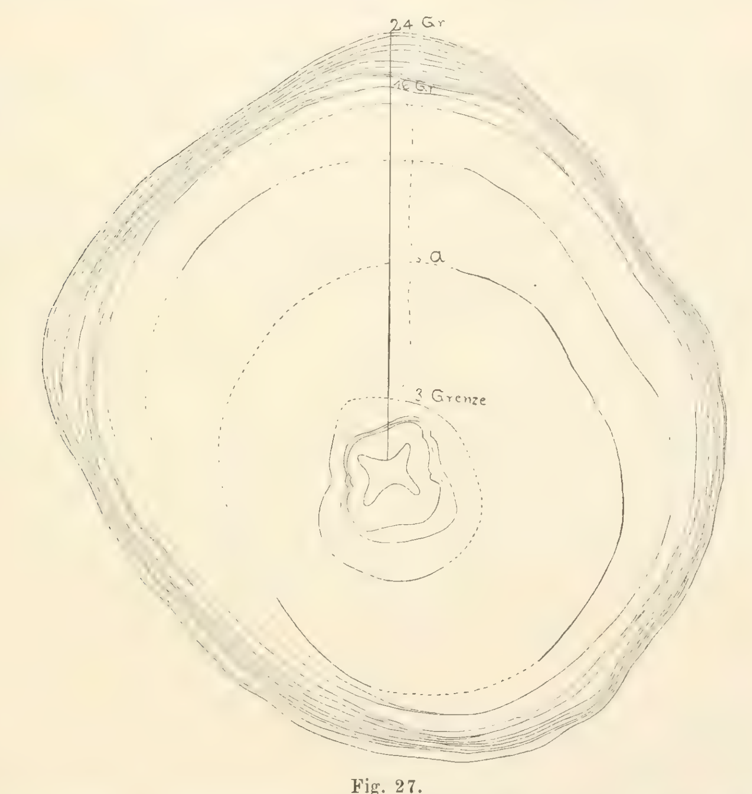


Fig. 27.
Tectona grandis: West-Java Nr. 9 (ca. 44 jährig). Querschnitt des inneren Stammes (24 Jahre). $^2/_3$ natürl. Gr.

selben Boden gewachsen sind und in der Tabelle auch als gleichalterig angegeben werden, so wird man wohl nicht zu weit gehen, wenn man für Nr. 9 dasselbe Alter annimmt wie für Nr. 10. Es würde hiernach der Zuwachs *a* einer Wachstumsperiode von 13 Jahren entsprechen. Man erhält dann auch dieselbe durchschnittliche Ringbreite (3,8 mm) wie bei Nr. 10.

In anatomischer Hinsicht sei noch bemerkt, daß die radiale Streckung der Ersatzfasern des Weitholzes an manchen Ringen äußerst gering sein kann. So betrug an einigen Stellen die mittlere Lumenweite nicht mehr als 12 μ. Im Engholz einzelner Ringe habe ich Ersatzfasern gemessen, deren Wanddicke bis zu 7 μ anstieg.

Nr. 11 (wahrscheinlich 42jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 22,5 cm,
Mittlerer „ „ „ 17 „
Kleinster „ „ „ 9 „
Durchschnittliche Ringbreite: 4,0 mm.

Die ersten beiden Grenzen sind größtenteils verwaschen. Die folgenden 40 Ringe sind alle scharf markiert. Ein Ineinanderfließen der Grenzen findet nicht statt, ebensowenig sind verschwommene Zonenbildungen wahrzunehmen.

Gefäße.

Wanddicke: 3—25 μ.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
4	6	210	**165**	120
14	4	295	**235**	150
29	2	240	—	225
29	14	270	**110**	35
39	6	230	**155**	50

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
5	4	220	**195**	120	Weitholz
15	8	140	**70**	55	Weitholz
30	5	200	**180**	110	Weitholz
40	11	185	**140**	20	Weitholz
5	10	110	**50**	10	Engholz
15	13	90	**50**	10	Engholz
30	16	90	**45**	15	Engholz
40	12	95	**40**	15	Engholz

Parenchym.

Das tangentiale Parenchymband ist 1—7 Zellen breit. Paratracheales Parenchym findet sich bisweilen in größeren Gruppen den Gefäßen angelagert.

Ersatzfasern.

Durchschnittliche Lumenweite im Weitholz: 24 μ,
Wanddicke: 2,5—5 μ.
„ „ „ Engholz: 16 μ,
Wanddicke: 3,5—5 μ.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen werden 3—34 (14) Zellen hoch und 1—5 (3) Zellen breit.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen 1-,	2-,	3-,	4-,	5 reihige
4	10		1	5	3	1
14	10		2	4	4	
29	9		3	4	1	1
39	10		2	5	3	

Nr. 12 (wahrscheinlich 42jährig).

Größter Radius der Querscheibe: 17,5 cm,
Mittlerer „ „ „ 14 „
Kleinster „ „ „ 11 „
Durchschnittliche Ringbreite: 3,7 mm.

Mit Ausnahme der fünf ersten Ringe sind alle Zuwachszonen mit deutlichen Grenzen versehen. Die Breite der meist vollständig geschlossenen Jahresringe schwankt ungleichmäßig auf und ab. Kleinere unvollkommene Zonen mit ziemlich scharfer Abgrenzung sind spärlich entwickelt.

Nr. 13 (ca. 40jährig). Siehe Fig. 28.

Größter Radius der Querscheibe: 15 cm,
Mittlerer „ „ „ 12,6 „
Kleinster „ „ „ 8 „
Durchschnittliche Ringbreite: 3,2 mm.

Der Ringbau ist äußerst unregelmäßig und weist alle möglichen Formen der Zonenbildung auf:

1. vollständig geschlossene Jahresringe mit deutlich sichtbarer Begrenzung;
2. unvollständige Jahresringe mit scharf markierten Grenzen;
3. ringförmige Zonen mit teils scharfer, teils verschwommener Abgrenzung;

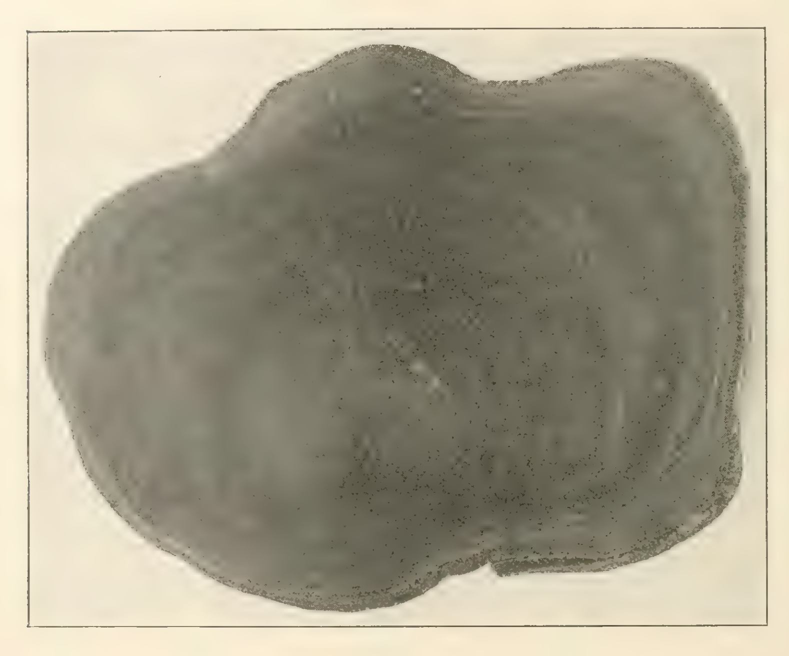


Fig. 28.
Tectona grandis: West-Java Nr. 13 (40jährig). Stammquerschnitt.
$^4/_9$ natürl. Gr.

4. unvollständige Zonen mit teils scharfer, teils verschwommener Abgrenzung und
5. vollständig verschwommene, ringförmige Zonen.

Obwohl die Zuwachsgrenzen meist von haarscharfer Feinheit sind, so kann man die bedeutenden Schwankungen in der Ringbreite auf dem abgebildeten Querschnitte (Fig. 28) doch noch gut wahrnehmen.

Nr. 14 (35jährig).

Größter Radius der Querscheibe:			9,7 cm,	
Mittlerer	„	„	„	7,1 „
Kleinster	„	„	„	3,5 „

Durchschnittliche Ringbreite: 2,0 mm.

Das Holz ist äußerst engringig; die Grenzen verschmelzen daher sehr häufig miteinander.

Nr. 15 (45jährig).

Größter Radius der Querscheibe:			17,5 cm,	
Mittlerer	„	„	„	15 „
Kleinster	„	„	„	10,5 „

Durchschnittliche Ringbreite: 3,3 mm.

Bis auf geringe Ausnahmen sind die Ringe scharf und deutlich gezont.

Nr. 16 (45jährig).

Größter Radius der Querscheibe:			15,5 cm,	
Mittlerer	„	„	„	11,7 „
Kleinster	„	„	„	7 „

Durchschnittliche Ringbreite: 2,6 mm.

Auf dem breitesten Radius lassen sich nur 33 deutliche Linien zählen, die den spezifischen Bau einer Jahresgrenze besitzen. Die äußerst eng nebeneinander verlaufenden Grenzen des 24.—31. Ringes konnten nur unter dem Mikroskop genau festgestellt werden. Auf dem größeren Teile der Querscheibe ist die Zonenbildung nur in Gestalt einiger ringförmiger, verschwommener Streifen angedeutet. Nimmt man nun für Nr. 16 dasselbe Alter an wie für Nr. 15, also 45 Jahre, so ergibt sich, daß der Gesamtflächenzuwachs von der ersten bis zur nächsten deutlichen Jahresgrenze einer 12jährigen Wachstumsperiode entspricht. In ihr müssen die äußeren Bedingungen für den Baum höchst gleichmäßig gewesen sein.

Nr. 17 (27jährig).

Größter Radius der Querscheibe:			17 cm,	
Mittlerer	„	„	„	13 „
Kleinster	„	„	„	7 „

Durchschnittliche Ringbreite: 4,7 mm.

Die Jahresringe verlaufen als geschlossene, scharf markierte Zonen über den ganzen Querschnitt. Nur die 8. Grenze ist teilweise undeutlich. Sie geht auf einem größeren Teile des Umfanges in einen hellen, verwaschenen Streifen über, der sich mikroskopisch als eine lichte Zone weitlumiger, dünnwandiger Ersatzfasern zu erkennen gibt. Nach außen wird diese Schicht durch eine schmale Zone nicht sehr stark gestreckter, tangential gelagerter Gefäße begrenzt.

Gefäße.

Wanddicke: 4—18 μ.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Gefäße auf 1,8 mm	Querdurchmesser in μ		
		Maximum	Mittel	Minimum
3	10	310	**205**	70
9	5	285	**260**	220
17	6	260	**220**	110
21	3	245	**230**	85

Nummer der Jahresringe	Anzahl der Gefäße auf 1 qmm	Querdurchmesser in μ			
		Maximum	Mittel	Minimum	
4	4	285	**180**	140	Weitholz
10	4	280	**205**	130	
18	5	225	**165**	125	
25	5	215	**180**	140	
4	9	95	**80**	10	Engholz
10	8	140	**100**	15	
18	8	105	**80**	15	
25	15	110	**75**	15	

Diese Gefäße stehen meist isoliert und neigen stark zu elliptischer Streckung.

Parenchym.

Das Parenchymband ist 2—8 (5) Zellschichten breit.

Ersatzfasern.

Durchschnittliche Lumenweite im Weitholz: 22 μ,
Wanddicke: 2,5—5 μ.
„ „ „ Engholz: 15 μ,
Wanddicke: 3—5 μ.

In vielen Ringen zeigen die Ersatzfasern keine Unterschiede in der Wandverdickung.

Markstrahlen.

Die Markstrahlen werden 7—52 (38) Zellen hoch und 1—6 (4) Zellen breit.

Nummer der Jahresgrenzen	Anzahl der Markstrahlen auf 1,8 mm	Markstrahlen					
		1-,	2-,	3-,	4-,	5-,	6reihige
3	8		2		1	3	2
9	7		1	3	3		
17	7	1		2	3	1	
24	8		1	2	4		1

Nr. 18 (28jährig, stark exzentrisch).

Größter Radius der Querscheibe: 30,5 cm,
Mittlerer „ „ „ 18,3 „
Kleinster „ „ „ 8 „

Durchschnittliche Ringbreite: 6,5 mm.

Sämtliche Jahresringe sind außerordentlich scharf markiert. Undeutliche oder verschwommene Streifen sind nirgends vorhanden.

Kurze Zusammenfassung der Beobachtungen, die an den aus West-Java stammenden Hölzern gemacht wurden.

Bei den meisten Hölzern finden sich alle Übergänge zwischen scharf abgegrenzten Jahresringen und undeutlichen, verwaschenen Zonen. Bei den Scheiben Nr. 11, 15, 17 und 18 stellt jede Zuwachszone einen Jahresring mit deutlich markierter Abgrenzung dar. Bei den übrigen Hölzern, ausgenommen von Nr. 14, sind vollständige Ringe nur auf den äußeren Teilen der Querschnitte vertreten, während die jüngsten Zonen meist unvollständig und verschwommen sind. Ja in ganz extremen Fällen (Nr. 9 und 16) kann die Zonenbildung innerhalb zahlreicher Jahre überhaupt ganz unterdrückt sein.

Was den anatomischen Bau der Grenze anbelangt, so ist derselbe nicht nur unter den einzelnen Hölzern, sondern selbst an einem und demselben Holzmuster sehr verschieden. Diese Unter-

schiede machen sich hauptsächlich in der Breite der tangentialen Parenchymbinden und in der Zahl und Größe der Gefäße bemerkbar. Für die Vergleichung derjenigen Grenzen aber, an denen keine Parenchymschichten vorhanden sind, kommen in erster Linie die Streckungsungleichheiten der Ersatzfasern des Weit- und Engholzes in Betracht.

Die Markstrahlen erreichen keine große vertikale Ausdehnung. Nr. 17 steht mit einem Maximum von 52 Zellen an der Spitze, was etwa den mittleren Höhen bei den W-Hölzern entspricht.

Resultate.

Die Zuwachszonen von *Tectona grandis* treten auf den geglätteten Querscheiben im allgemeinen als geschlossene, scharf begrenzte und deutlich voneinander abgesetzte Jahresringe hervor. Die Grenzen der letzteren können aber auch ganz oder teilweise unscharf oder verschwommen werden und sind dann nur noch als dunkelgefärbte, ringförmige Streifen zu erkennen. Außer den ganzen, ununterbrochen über den Querschnitt verlaufenden Ringen kommen auch unvollständige Jahresringe vor. Der anatomische Bau der makroskopisch als helle, scharf markierte Linien sichtbaren Jahresgrenzen ist charakterisiert durch ein im Durchschnitt 6schichtiges Parenchymband, in welchem die tangential gelagerten ersten „Weitholzgefäße" eingebettet sind. Die Breite des Parenchymbandes unterliegt oft an einer und derselben Grenze großen Schwankungen. So kann es von der enormen Mächtigkeit von 20 und mehr Zellen auf eine schmale, nur wenige Zellen breite Schicht herabsinken, ja häufig sogar ganz unterdrückt sein. Im letzteren Falle ist das Parenchym nur noch als einschichtiger Mantel auf die Umgebung der Gefäße beschränkt, so daß die Markierung der Grenzen wesentlich durch die Streckungsungleichheiten der Ersatzfasern des Eng- und Weitholzes bedingt wird. Ist die Grenze völlig verwischt, so läßt sich auch mikroskopisch gewöhnlich nichts mehr von den spezifischen Merkmalen einer Jahresgrenze erkennen.

Hinsichtlich der Streckungsverhältnisse der Elementarorgane kann man in einem Jahresringe drei verschiedene Schichten unterscheiden:

1. Weitholz-Schicht.

Sie beginnt in der Regel mit dem für die Grenze charakteristischen tangentialen Parenchymband. Dasselbe kann unterbrochen

sein oder auch ganz fehlen. Weitlumige Gefäße und weitlumige Ersatzfasern besitzen den Hauptanteil an der Bildung des Weitholzes.

2. Mittelschicht.

Diese vermittelt den Übergang zwischen der vorhergehenden und der folgenden Schicht.

3. Engholz-Schicht.

Diese enthält englumige Gefäße und englumige Ersatzfasern.

Die Wände der Ersatzfasern des Engholzes sind gewöhnlich stärker verdickt als die des Weitholzes.

Innerhalb der Jahresringe selbst können alle möglichen Zwischenzonen vorkommen:

1. Vollständig geschlossene, feine, kreisförmige Linien, die gewöhnlich nahe innerhalb oder außerhalb der Jahresgrenzen verlaufen. Ihr anatomischer Bau zeigt außer ringförmig gelagerten, kleineren Gefäßen entweder ein schmales, häufig unterbrochenes Parenchymband oder einen deutlich ausgeprägten Gegensatz zwischen eng- und weitlumigen Ersatzfasern.

2. Unvollständig geschlossene Linien, die einen kleineren oder größeren Teil des Ringumfanges einnehmen; sie verschmelzen meist mit den Jahresgrenzen, können aber auch verschwommen werden und dann im Ring auslaufen. Ihre anatomische Beschaffenheit ist entweder wie bei 1. oder stimmt mit der der Jahresringgrenzen überein.

3. Mehr oder weniger verwaschene, dunkelgefärbte Streifen, die sich zu Farbenringen zusammenschließen und einen Jahresring oft in mehrere Zonen zerlegen. In den stark verschwommenen Zonen läßt sich unter dem Mikroskope soviel wie nichts von einer anatomischen Differenzierung gegenüber den angrenzenden Schichten feststellen, während die ganz dunkeln, weniger verwischten Farbenzonen eine deutlich wahrnehmbare Verkürzung in radialer Richtung aufweisen.

Fassen wir nun noch einmal die verschiedenen Zonenbildungen kurz zusammen, so ergeben sich folgende drei Hauptformen:

1. Vollständig geschlossene Jahresringe,
2. Unvollständig geschlossene Jahresringe,
3. Zwischenzonen (Zwischenringe).

Bei diesen unterscheidet man:

a) Vollständig geschlossene Zwischenzonen,
b) Unvollständig geschlossene Zwischenzonen,
c) Farbenringe, von denen die dunkler gefärbten Teile typische Engholzbildung zeigen. Die stärker verschwommenen Farbenringe sind ohne anatomische Differenzierung.

Der anatomische Bau der Zonengrenzen kann charakterisiert sein:

1. Durch das („metatracheale") tangentiale Parenchymband mit den von letzterem eingehüllten, ringförmig gelagerten Gefäßen;
2. durch das tangentiale Parenchymband allein;
3. durch ringförmig gelagerte Gefäße ohne Vorhandensein eines tangentialen Parenchymbandes. In diesem Falle sind die Gefäße ganz oder teilweise nur von „paratrachealem" Parenchym umgeben;
4. durch Streckungsungleichheiten der Ersatzfasern des Eng- und Weitholzes.

Unterschiede in der Wandverdickung der Ersatzfasern kommen für die Charakterisierung der Zuwachsgrenzen nur in untergeordnetem Maße in Betracht.

In der Einleitung wurde schon die Tatsache hervorgehoben, daß beim Übergang von Ost- nach West-Java die Zonenschärfe bezw. die Regelmäßigkeit in der Ausbildung der Jahresringe im großen und ganzen abnimmt. Wir haben aber gesehen, daß auch Ausnahmen von dieser Regel vorkommen können. Es kann nämlich einerseits in Ost-Java bei einigen wenigen Exemplaren die Abgrenzung der Ringe teilweise oder ganz ausbleiben (Petoeng Nr. 4, Fig. 2, P 18, 19), was allerdings nur für die allerersten Jahre zutrifft, in denen die Bäume vielleicht infolge ständiger Belaubung eine gleichmäßige Zufuhr von Wasser und Nährsalzen gehabt haben; andererseits haben wir unter den aus West-Java stammenden Hölzern Exemplare (Nr. 15, 17, 18) mit fast lauter vollständig geschlossenen Jahresringen kennen gelernt.

Die schönste und regelmäßigste Ausbildung der Jahresringe besitzen unstreitig die Querscheiben Nr. 3 und 4 (Fig. 2) der Anpflanzung Petoeng (äußerstes Ost-Java, 113° östl. Länge von Greenwich, mit ausgeprägtestem periodischen Klima), bei denen auch die Schwankungen in der Ringbreite ganz unbedeutend sind im Vergleiche

zu allen übrigen Hölzern. Die Scheiben der auf den vulkanischen Ausläufern des Lawoe (Ost- resp. Mittel-Java, 111° östl. L. v. Greenw.) erwachsenen Bäume (W-Hölzer) zeigen ebenfalls deutlich hervortretende Jahresgrenzen. Es treten hier zum ersten Male innerhalb der einzelnen geschlossenen Jahresringe ganze oder unvollständige, mehr oder weniger scharf begrenzte Zwischenzonen auf. Das augenfälligste Merkmal bilden aber die in großer Menge vorhandenen ringförmigen Farbenzonen. Die dem Mergelgebiet nördlich von Ngawi (Ost- resp. Mittel-Java, 111° östl. L. v. Greenw.) entstammenden, mit R und P bezeichneten Hölzer sind sich im Ringbau ziemlich ähnlich; Zuwachszonen und dunkelgefärbte, ringförmige Streifen innerhalb der scharf markierten Jahresringe sind äußerst selten. Besonders merkwürdig ist hier, daß an der Peripherie der Querscheiben die Ringe enggedrängt nebeneinander verlaufen. Bei den R-Hölzern tritt stellenweise sogar völlige Verschmelzung der Grenzen ein, so daß selbst unter dem Mikroskope kaum noch eine Spur von einem Ringbau zu erkennen ist. Das Wachstum muß daher in den späteren Jahren sehr abgenommen haben, obwohl das Alter bei weitem nicht so hoch ist, als bei den Hölzern aus West-Java (mit ziemlich gleichmäßigem Klima, 107° östl. L. v. Greenw.). Bei diesen sind die Ringe am unregelmäßigsten ausgebildet, und zwar beschränken sich diese Unregelmäßigkeiten fast durchgehends auf die inneren und mittleren Zonen, während mit steigendem Alter die (äußeren) Ringe normale Verhältnisse zeigen. Die außerordentliche Mannigfaltigkeit in der unregelmäßigen, oft wunderlichen Beschaffenheit der Zonen kann ich hier nur andeuten. Ein Blick auf die Fig. 21, 24, 25 und 26 wird ohne weiteres die auffallenden Verschiedenheiten in der Ringbildung verständlich machen.

Aus obigem geht hervor, daß die Zonenbildung in West-Java (107° östl. L. v. Greenw.) der Hauptsache nach sich wesentlich von derjenigen Ost- resp. Mittel-Javas (111—113° östl. L. von Greenwich) unterscheidet:

Während in Ost-Java die Ringe im allgemeinen ziemlich gleichmäßig ausgebildet sind und ein Ausbleiben der Abgrenzung eines jährlichen Zuwachses nur in seltenen Fällen vorkommt, so ist in West-Java die Ausbildung und der Verlauf der Zonen meist äußerst unregelmäßig. Letzteres gilt namentlich für die inneren und mittleren Ringe. Für die meisten Hölzer aus West-Java ist aber vor allem die Tatsache sehr bezeichnend, daß die Ausbildung deutlich begrenzter, jährlicher Zuwachs-

zonen während eines Zeitraumes von mehreren Jahren (bis zu 12 und 13 Jahren) unterdrückt sein kann.

Was den Gang der Ringbreite betrifft, so ist dieselbe bei den Holzscheiben von Petoeng keinen großen Schwankungen unterworfen, und so können wir den für Nr. 4 (Fig. 2) ermittelten Durchschnittswert von 6,8 mm als normales Maß für die Breite eines Jahresringes annehmen. Im Vergleich hierzu besitzen die W-Hölzer mit ca. 9 mm durchschnittlicher Ringbreite die breitesten Ringe. Die übrigen Hölzer (einschließlich derjenigen West-Javas) haben im Durchschnitt eine mittlere Ringbreite von 2—4 mm; die minimalsten Werte zeigt die R-Gruppe. Die jungen Hölzer (R III, P 18, 20) weisen größere Ringbreiten auf, wie überhaupt die innersten Ringe gegenüber den mittleren und peripherischen sich durch größere Durchmesser auszeichnen.

Was die nähere anatomische Untersuchung der verschiedenen Querschnitte anbelangt, so lassen sich eine Reihe von Unterschieden feststellen. Dieselben machen sich am fühlbarsten in der Verteilungsweise und den Größenverhältnissen der Gefäße; ferner konnten vor allem im anatomischen Bau der Zonengrenzen oft große Differenzen nachgewiesen werden. Dann waren auch in den Streckungsverhältnissen der Ersatzfasern wie in dem Verlaufe der Höhe und Breite der Markstrahlen nennenswerte Verschiedenheiten zu erkennen.

Die gleichmäßigste Ausbildung und Anordnung der Elementarorgane zeigt wieder die Scheibe Nr. 4 von Petoeng. Bei den andern Gruppen der aus Ost-Java stammenden Hölzern machen sich schon mehr oder minder große Unregelmäßigkeiten im anatomischen Aufbau bemerkbar, die aber bei den Querscheiben von West-Java ganz besonders stark und in allen möglichen Variationen hervortreten. Vergleicht man die bei den verschiedenen Hölzern für die Größenverhältnisse gefundenen Werte miteinander, so ergibt sich, daß die auf gutem oder feuchtem Boden erwachsenen Hölzer die relativ zahlreichsten und weitesten Gefäße und die reichlichste Entwicklung des Holzparenchyms aufweisen. Auch für die Höhe der Markstrahlen scheint die Qualität des Bodens von Bedeutung zu sein.

In nebenstehender Tabelle sind die Grenzen der Variationen der für die Größenverhältnisse der Elementarorgane gefundenen Werte angegeben, wobei immer die Extreme für Ost- und West-Java einander gegenübergestellt sind.

	Ost-Java 113—111°		West-Java 107°	
	Maximum	Minimum	Maximum	Minimum
Gefäße.				
Querdurchmesser im Weitholz	305 μ	10 μ	340 μ	20 μ
„ „ Engholz	135 „	10 „	160 „	10 „
Wanddicke	30 „	3 „	25 „	3 „
Anzahl der Gefäße pro qmm im Weitholz:				
a) mit mittl. Durchm. v. unter 160 μ	23 (45 μ)[1]	8 (50 μ)[1]	8 (70 μ)[1]	8 (70 μ)[1]
b) „ „ „ „ 100—200 μ	11 (160 μ)	4 (150 μ)	10 (185 μ)	4 (180 μ)
c) „ „ „ „ über 200 μ	6 (205 „)	5 (220 „)	10 (210 „)	4 (205 „)
Anzahl der Gefäße pro qmm im Engholz:				
a) mit mittl. Durchm. v. unter 100 μ	42 (30 „)	9 (40 „)	21 (85 „)	8 (80 „)
b) „ „ „ „ über 100 μ	15 (105 „)	15 (105 „)	20 (100 „)	8 (100 „)
Metatracheales Parenchym.				
Breite des Parenchymbandes (in Zellen ausgedrückt)	27	0	12	0
Breite der Parenchymzellen	45 μ	20 μ	48 μ	15 μ
Höhe „ „ (= axiale Länge)	165 „	35 „	150 „	30 „
Wanddicke	2,5 „	1,5 „	3,5 „	2 „
Paratracheales Parenchym.				
Breite der Parenchymzellen	45 μ	15 μ	40 μ	20 μ
Höhe „ „ (= axiale Länge)	90 „	25 „	115 „	30 „
Wanddicke	4 „	2 „	3 „	1,5 „
Ersatzfasern.				
Mittlere Lumenweite im Weitholz . .	32 μ	18 μ	32 μ	12 μ
„ „ „ Engholz . . .	22 „	10 „	18 „	15 „
Wanddicke im Weitholz	5 „	2 „	6 „	1,5 „
„ „ Engholz	8 „	3 „	7 „	3 „
Markstrahlen.				
Breite (in Zellen ausgedrückt)	11	1	6	1
Höhe der Markstrahlen	145 μ	3 μ	52 μ	3 μ
Breite „ „	30 „	5 „	35 „	10 „
Radiale Länge der Markstrahlen . . .	120 „	20 „	105 „	15 „
Wanddicke	2,5 „	1 „	4 „	1 „

1) Die eingeklammerten Zahlen bedeuten die mittleren Gefäßdurchmesser.

Es drängt sich uns nun die Frage auf: Wie erklären sich die vielen Verschiedenheiten in den anatomischen Verhältnissen bei den verschiedenen Hölzern der gleichen Art? Auf diese Frage läßt sich an der Hand der obigen Untersuchungen eine befriedigende Antwort nicht geben. Für die Ausbildung eines Jahresringes wird man jedenfalls die gesamten, von den wechselnden äußeren Bedingungen abhängigen Ernährungsverhältnisse verantwortlich machen müssen (vgl. Klebs, 1914, S. 88). Daß aber von den äußeren Faktoren neben dem Wechsel des Klimas und besonders der Feuchtigkeit die geologische Beschaffenheit und Güte des Bodens sicherlich von großem Einfluß auf die Jahresringbildung ist, dürfte aus den in vorliegender Arbeit über *Tectona grandis* festgestellten Tatsachen unzweifelhaft hervorgehen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Heidelberg ausgeführt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Klebs, für sein Wohlwollen und Interesse, das er dieser Arbeit schenkte, sowie für die freundliche Unterstützung und wertvollen Ratschläge, die er mir stets in reichlichstem Maße zuteil werden ließ, meinen besten Dank auszusprechen.

Literatur-Verzeichnis.

Dingler, H., Versuche über die Periodizität einiger Holzgewächse in den Tropen. Sitzungsber. d. Akad. München, 1911.

Gamble, I. S., A Manual of Indian Timbers. Kalkutta 1881.

Hartig, R., Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Berlin 1891.

— —, Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Zeitg., 1892.

— und Weber, R., Das Holz der Rotbuche. Berlin 1888.

Jost, L., Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Zeitg., 1891.

— —, Über R. Hartigs Theorie des Dickenwachstums und der Jahresringbildung. Bot. Zeitg., 1892.

— —, Über Beziehung zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze. Bot. Zeitg., 1893.

— —, Über einige Eigentümlichkeiten des Kambiums der Bäume. Bot. Zeitg., 1901.

Klebs, G., Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Abhandl. Heidelberger Akad., 1911.

— —, Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biol. Zentralbl., 1912.

— —, Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Abhandl. Heidelberger Akad., 1914.

Moll, J. W., und Janssonius, H. H., Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. Leiden 1906.

Moeller, J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes. 1876.

Sanio, C., Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Bot. Zeitg., 1863.

Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.

Schwarz, F., Physiologische Untersuchungen über Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin 1899.

Simon, S. V., Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 54, 1914.

Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899.

Strasburger, E., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

Ursprung, A., Beiträge zur Anatomie und Jahresringbildung tropischer Holzarten. Dissertation. 1900.

— —, Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen. Bot. Zeitg., 1904.

Verbeek, R. D. M. et Fennema, R., Description géologique de Java et Madoura. 1896.

Wieler, A., Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 18, 1887.

— —, Über Anlage und Ausbildung von Libriformfasern in Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen. Bot. Zeitg., 1889.

— —, Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Tharandter Forstl. Jahrb., Bd. 42, 1893.

— —, Holzbildung auf Kosten des Reservematerials der Pflanzen. Tharandter Forstl. Jahrb., Bd. 47, 1897.

— —, Über die jährliche Periodizität im Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume. Tharandter Forstl. Jahrb., Bd. 48, 1898.

Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen.

Von

F. W. Neger und J. Fuchs.

Mit 22 Textfiguren.

Einleitung.

Bei Gelegenheit der Untersuchungen über die Wirkung der schwefeligen Säure auf die Lebensfunktionen der Bäume (Neger und Lakon, 1914) war die Beobachtung gemacht worden, daß sich die einzelnen Nadelhölzer, wenn sie gasförmiger bezw. wässeriger schwefeliger Säure ausgesetzt waren, hinsichtlich des Nadelfalles sehr verschieden verhalten.

So mußte vor allem auffallen, daß die Douglastanne nach der Einwirkung der schwefeligen Säure ihre Nadeln bei der geringsten Berührung verliert, auch wenn Zweige und Nadeln noch wasserreich sind, während die Fichte noch wochen- und monatelang nach der Räucherung ihre Nadeln behält, sofern nur dafür gesorgt wird, daß der Wassergehalt nicht unter ein gewisses Maß herabsinkt. Eine Zwischenstellung nehmen andere, wie *Tsuga* und *Abies*, ein.

Diese und einige andere Erfahrungen legten den Gedanken nahe, die Mechanik des Nadelfalles bei den verschiedenen Nadelhölzern näher zu untersuchen, um so mehr als — wie sich bei näherem Zusehen erwies — über diese Verhältnisse bis jetzt recht wenig bekannt ist. So bringt das neueste, hierfür in Betracht kommende Werk: „Kirchner-Löw-Schröters, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas“ nur äußerst dürftige Angaben über die feineren anatomisch-physiologischen Vorgänge des Nadelfalls der Koniferen.

Die einzige Holzart, für welche nähere — wenn auch keineswegs erschöpfende — Mitteilungen gemacht werden, ist die Fichte; alle diesbezüglichen Angaben stützen sich auf die sorgfältige Untersuchung von Behrens (1886), welche auch die meisten anderen

Nadelhölzer mit Rücksicht auf den Nadelfall behandelt. Die hier zweifellos bestehende Lücke möglichst auszufüllen, ist der Zweck des ersten Teiles der nachstehenden Abhandlung.

In logischem Zusammenhang hiermit, sowie mit den oben zitierten Untersuchungen über die Wirkung der Abgase auf die Nadelhölzer stand, die Faktoren zu ermitteln, welche jene eigentümliche Rotfärbung der Nadeln vieler Koniferen verursachen, die unter den verschiedensten äußeren Bedingungen auftritt, am häufigsten in der Zeit des Überganges vom Winter zum Frühling, und in der Regel den Nadelfall zur Folge hat.

Die Versuche, diese Erscheinung zu erklären, sind zahlreich; keiner kann voll befriedigen. Alle entbehren bis jetzt noch der Sicherstellung durch das Experiment. Was dieser Rotfärbung der Nadeln aber noch ein besonderes Interesse verleiht, ist der Umstand, daß sie große Ähnlichkeit besitzt mit jenen Nadelverfärbungen, die als Folge der Wirkung saurer Gase beobachtet werden, und daher sehr häufig mit diesen verwechselt wird. Vom Standpunkt der Rauchexpertise ist es aber unbedingt notwendig, daß einmal der experimentelle Nachweis geliefert wird, daß nicht nur saure Gase, sondern auch andere äußere Faktoren jene charakteristische Nadelverfärbung zu bewirken vermögen, sowie daß ermittelt wird, welche Faktoren dies sind. Man bezeichnet die fragliche Erscheinung in der Regel mit dem Namen: Frosttrocknis (eventuell auch „Frostschütte"), wobei man von der Vorstellung ausgeht, daß Frost sowie Vertrocknung der Nadeln eine Hauptrolle spielen.

Die Erscheinung der „Frosttrocknis" experimentell klar zu legen, wird also die Aufgabe des zweiten Teiles dieser Abhandlung sein.

I. Kapitel.

Die Mechanik des Nadelfalles der Koniferen.

a) Allgemeine Betrachtungen über die Ursachen des Blattfalls überhaupt.

Wiesner hat in einer Reihe von Untersuchungen die äußeren und inneren Ursachen des Blattfalles zu erforschen gesucht. Er unterscheidet neben den bekannten Erscheinungen des Herbst-, des Frostlaubfalles und des Laubfalles infolge von Altersschwäche

noch einen Treiblaubfall, einen Sommer- und Hitzelaubfall, sowie einen Laubfall infolge erhöhter Luftfeuchtigkeit.

Es sei zunächst der Versuch gemacht zu entscheiden, inwieweit die genannten Typen von Laubfall für die Nadelhölzer in Betracht kommen.

Dem Herbstlaubfall — (vgl. Wiesner, 1871) dem stets zeitlich mit dem Eintritt der kalten Jahreszeit zusammenfallenden Blattfall unserer sommergrünen Holzgewächse — sind nur die Gattungen *Larix*, *Pseudolarix*, *Glyptostrobus* und *Taxodium* unterworfen. Es liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit, die kausalen Beziehungen des herbstlichen Laubfalles zu erörtern. Bekanntlich ist dies ein äußerst schwieriges Problem, das trotz sorgfältigen Untersuchungen noch immer nicht als gelöst betrachtet werden kann, indem zwei einander diametral gegenüberstehende Anschauungen sich zurzeit bekämpfen. Die Hauptvertreter derselben sind einerseits Klebs (1911), andererseits Volkens (1911).

Als Frostlaubfall bezeichnet Wiesner (1905) die vorzeitige Entlaubung unter dem Einfluß inframinimaler Temperatur, und zwar unterscheidet Wiesner hier zwei Möglichkeiten: „Entweder die Trennungsschicht erfriert und der eigentliche Blattkörper bleibt intakt, oder die Blattspreite erfriert ganz oder teilweise und die Trennungsschicht bleibt unberührt. Im ersteren Fall folgt der Blattfall unmittelbar der Frostwirkung, im letzteren Fall ist ein längerer Zeitraum erforderlich, bis auf die Frostwirkung die Laubablösung folgt.“

Bei den Laubhölzern kommen nach Wiesner beide Möglichkeiten in Betracht. Alle Anzeichen sprechen dafür, daß bei den Koniferen — außer etwa bei der Eibe — nur die letztere Art von Frostlaubfall vorkommt.

Im zweiten Teil dieser Arbeit soll auf die Vorgänge des Frostlaubfalls zurückgegriffen werden.

Der Blattfall infolge natürlichen Todes (Altersschwäche) ist charaktaristisch für die älteren, d. h. mehr als einjährigen Assimilationsorgane sog. immergrüner Holzpflanzen und somit insbesondere der immergrünen Nadelhölzer. Nach den Beobachtungen von Wiesner können zwar auch die einjährigen Nadeln fast aller Koniferen nach Abschluß der ersten Vegetationsperiode abgeworfen werden; in der Regel aber erfolgt der Nadelfall erst viel später, z. B. nach 3 (Kiefer), nach 6 (Fichte), nach

10—12 Jahren (Tanne)[1]. Weiteres über diese Art von Blattfall s. u.

Der von Wiesner sog. Treiblaubfall ist dadurch gekennzeichnet, daß er zeitlich zusammenfällt mit der Entwicklung des neuen Laubes, und kommt gleichfalls vorwiegend bei immergrünen Holzgewächsen vor.

Nur bei einigen sommergrünen Bäumen kann mit einer gewisser Einschränkung von Treiblaubfall gesprochen werden, z. B. bei einigen Eichenarten, deren im Herbst absterbende, aber im Winter noch hängen bleibende Blätter erst dann vollzählig abgeworfen werden, wenn das neue Laub zur Entwicklung kommt.

Wiesner (1904) sagt über den Treiblaubfall: „Die immergrünen Holzgewächse reagieren wenig auf die äußeren Einflüsse, welche bei sommergrünen rasch zur Entlaubung führen. Ihre Entlaubung ist also verhältnismäßig wenig von äußeren Einflüssen abhängig und sie besitzen in einem angeborenen Wechselverhältnis zwischen dem Treiben der Laubknospen und dem Abfall der Blätter das Hauptmittel, um das überflüssige Laub zu entfernen.“

Wiesner beobachtete namentlich bei Eibe und Fichte[2] starken Nadelfall während der Zeit des Treibens.

Der oben erwähnte Treiblaubfall der Eiche, Buche, Hainbuche wird namentlich an Heckenpflanzen und geschneitelten Bäumen beobachtet, d. h. dann wenn die Blätter verhältnismäßig spät zur

---

1) Das Alter, welches die Nadeln unserer immergrünen Koniferen, wie *Abies*, *Picea*, *Pinus* usw., im günstigsten Fall erreichen, hängt außer von inneren durch Vererbung festgelegten Faktoren auch von äußeren Umständen, z. B. Lichtgenuß, Wasserversorgung, Feuchtigkeitsgehalt der Luft ab. So ist bekannt, daß die Kiefernnadeln auf dürren Standorten kaum 3 Jahre, auf frischem Boden 3—4 Jahre alt werden, ferner daß das Alter der Tannennadeln in reiner, feuchter Hochgebirgsluft (z. B. Korsika, Alpen) 10—12 Jahre und mehr beträgt, während es in trockener, unreiner Luft kaum 8 Jahre oder weniger erreicht.

Näheres über das Alter, das die Assimilationsorgane wintergrüner Laub- und Nadelhölzer erreichen können, siehe bei G. Kraus (1880).

2) Ob der erhöhte Nadelfall der Fichte im ersten Frühjahr wirklich als Treibfall zu bezeichnen ist, kann angezweifelt werden. Möglicherweise ist derselbe so zu erklären, daß die im Laufe des Winters aus irgendwelchen Gründen abgestorbenen, älteren Nadeln erst im Frühjahr zum Abfall gelangen, weil erst dann infolge der höheren Temperatur ein derartiger Wasserverlust eintritt, daß der Ablösungsmechanismus der Fichtennadel zur Geltung kommt. Fichtennadeln können nämlich, wenn sie längst abgestorben sind, noch wochen- und monatelang am Polster festhaften, wenn infolge tiefer Temperatur die Wasserabgabe unterbunden ist, wie man namentlich im Winter an zu Deckmaterial verwendeten Fichtenzweigen beobachten kann (s. Neger, 1911).

Entwicklung kommen. Nach Dingler (1905) ist das physiologische Alter eines Blattes maßgebend für den Zeitpunkt des Abfalls. Spät gebildetes Laub kann durch Frühfröste überrascht werden, ehe das normale Alter erreicht ist, und wird dann am Abfall gehindert, trotzdem die Trennungsschicht schon ausgebildet ist[1]).

Als Sommerlaubfall bezeichnet Wiesner den fast unmerklich einsetzenden Blattfall bei Abnahme des absoluten Lichtgenusses, nachdem die Sonne ihren höchsten Stand erreicht hat. Für die Nadelhölzer, namentlich die immergrünen, kommt diese Art von Laubfall, nach Wiesner und Molisch (1886), nicht in Betracht.

Was schließlich den Hitzelaubfall anlangt, der nach Wiesner auf supramaximaler Erwärmung durch die direkten Sonnenstrahlen beruht, wobei die im Innern der Krone befindlichen Assimilationsorgane infolge geringerer Wärmestrahlung besonders gefährdet sind, so dürfte auch dieser Typus von Blattfall bei den Nadelhölzern keine allzugroße Rolle spielen; denn wie Wiesner selbst nachwies (1908), sind kleine nadelförmige Assimilationsorgane der Gefahr supramaximaler Erwärmung in viel geringerem Grade ausgesetzt als große breite Laubblätter. Wiesner ermittelte die Zeit, welche verstreicht, bis Blattgebilde von annähernd gleicher Konsistenz, aber verschiedener Größe, in den Brennpunkt einer der Sonne ausgesetzten

1) Lakon (1915) sucht das Hängenbleiben der Blätter von Eiche, Buche usw. im Winter so zu erklären, daß die spätentwickelten (physiologisch jungen) Blätter vom Frost überrascht werden, ehe noch eine Trennungsschicht gebildet worden ist, und deshalb nicht abfallen können. Offenbar hat Lakon bei seiner Beobachtung unterlassen, die Blätter auf die Anwesenheit einer Trennungsschicht hin zu untersuchen.

Im Januar 1915 wurden Zweige von Buche und Eiche, deren Blätter noch fest saßen, ins warme Zimmer gebracht, und zwar wurde die eine Hälfte (jeder Art) trocken gehalten, während die übrigen mit der Schnittfläche ins Wasser eintauchten. Eine Trennungsschicht war an allen in normaler Weise ausgebildet. Nach ca. 2 Monaten trat Blattfall ein (bei Buche früher als bei Eiche), aber nur an jenen Zweigen, welche in Wasser tauchten; die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß jetzt unter der Trennungszone eine Korkschicht entstanden war, durch welche erst der Blattfall eingeleitet wurde. Offenbar stand die Bildung dieser Korkschicht mit dem beginnenden Treiben in Beziehung und insofern ist der Abfall der überwinterten Blätter von Buche, Eiche usw. im Frühjahr ein echter Treiblaubfall.

Andererseits scheinen diese Tatsachen darauf hinzuweisen, daß für das Zustandekommen des Blattfalles im Herbst außer der Anwesenheit einer Trennungsschicht noch andere — uns zunächst unbekannte — Bedingungen verwirklicht sein müssen, vielleicht, wie Dingler meint, ein gewisses Lebensalter, was dann allerdings, entgegen der Ansicht von Klebs, dafür spräche, daß innere (vererbte) Anlagen die Periodizität mit bestimmen. N.

Linse gebracht, anfangen zu brennen. So fand er, daß Phyllodien einer *Acacia*-Art schon nach 9 Sekunden, Blätter einer *Erica*-Art erst nach 40—50 Sekunden Feuer fingen, und leitet hieraus den Satz ab, daß eine weitgehende Laubzerteilung, bezw. kleindimensionale Ausbildung der Assimilationsorgane infolge der durch die relativ große Oberfläche gegebenen raschen Wärmeableitung – verbunden mit außerordentlich leichter Durchstrahlbarkeit — einen weitgehenden Wärmeschutz sichert. Die Kleinblättrigkeit vieler Pflanzen der südeuropäischen Macchie (*Asparagus*, *Erica*, viele Labiaten, Caryophyllaceen u. a.) kann in diesem Zusammenhang erwähnt werden.

Offenbar sind auch die meisten Nadelhölzer durch die Form und Kleinheit ihrer Assimilationsorgane gegen die Gefahr einer supramaximalen Erwärmung vorzüglich geschützt, so daß der Hitzelaubfall für sie kaum jemals in Betracht kommt.

Wiesner glaubt gleichwohl Fälle von Hitzelaubfall bei *Pinus*-Arten beobachtet zu haben, fand aber gleichzeitig, daß die jüngeren Nadeln gegen übermäßige Erwärmung weit resistenter sind als ältere, vermutlich deshalb, weil erstere infolge besserer Wasserversorgung die Temperaturregelung leichter durchzuführen vermögen als letztere.

Eine besondere Behandlung beansprucht der Laubfall infolge erhöhter Luftfeuchtigkeit. Es ist bekannt, daß die Sprosse vieler Laubhölzer, wenn sie in einen dauernd feuchten Raum gebracht werden, ihre Blätter fallen lassen. Anscheinend ist die Unterbindung der Transpiration der wirksame Faktor für die Ablösung der Blätter und es liegt nahe, auch den natürlichen herbstlichen Laubfall der sommergrünen Holzgewächse mit einer Stockung der Transpirationstätigkeit in kausale Beziehung zu bringen[1]).

Welcher Faktor auch den Blattfall im dauernd feuchten Raum herbeiführen möge (ob Transpirationshemmung oder andere Stö-

1) Wiesners Versuch — künstliche Entfernung der Blattspreite, in deren Folge sich dann die Blattstiele von selbst ablösen — scheint für diese Auffassung zu sprechen. Wiesner selbst hat später nach einer anderen Erklärung gesucht und glaubte eine solche in der Anhäufung von CO_2 im abgeschlossenen Raum gefunden zu haben. Dagegen sprechen aber die Erfahrungen von Furlani (1906) und H. Fischer (1912), die zeigen, daß alle Stoffwechselvorgänge durch eine Erhöhung des CO_2-Gehaltes angeregt werden und denen zufolge die Ablösung der Blätter infolge von CO_2-Anreicherung schwer verständlich wäre, sowie die Tatsache, daß, wie Pfeffer (1904) mitteilt, Entziehung von CO_2 den Blattfall zur Folge haben kann.

rungen des Stoffwechselprozesses), jedenfalls sind die immergrünen Nadelhölzer gegen derartige Einflüsse ziemlich unempfindlich, wobei ihnen nicht zum wenigsten die derbe Beschaffenheit der Cuticula und die Gewohnheit mit ihrem Wasserkapital hauszuhalten, sowie vielleicht auch die Eigentümlichkeit, eine innere Atmosphäre[1]) zu besitzen, welche sie bis zu einem gewissen Grad von der umgebenden unabhängig macht, zugut kommen mag.

Wenn die Blätter immergrüner Holzgewächse also wenig oder gar nicht auf äußere Störungen der Stoffwechselvorgänge reagieren, so wird man sich fragen müssen: welche Umstände sind es dann, die den normalen Blattfall[2]) herbeiführen. Wiesner hat gezeigt, daß der Blattfall sowohl bei Laub- als auch bei Nadelhölzer mit steigendem Alter zunimmt.

Mit dem Altern der Blätter sind dieselben Vorgänge verbunden, die wir auch sonst an alternden Organen beobachten, nämlich ein allmähliches Sinken des Wassergehaltes, wie man leicht beobachten kann, wenn man den Wassergehalt der einzelnen Nadeljahrgänge eines mehrjährigen Nadelholztriebes bestimmt (z. B. bei Tanne: 1jährig 57,34 %, 2jährig 56,92 %, 3jährig 56,17 %, 4—5jährig 55,29 % usw.[3])). Demgemäß wird die Saugkraft, bezw. die Verdunstungsgeschwindigkeit der jüngeren Blätter größer sein als die der älteren, und es wird sehr bald von selbst ein Wettkampf der einzelnen Nadeljahrgänge einstellen, bei dem die älteren sich im Nachteil befinden.

Dies wird aber anderweitige Störungen des Stoffwechsels zur Folge haben, m. a. W.: auch bei den immergrünen Holzgewächsen, deren Blätter, wie wir gesehen haben, nahezu unempfindlich sind gegen äußere Schwankungen der Lebensfaktoren, sind es im letzten Ende Stoffwechselvorgänge, welche den Blattfall vorbereiten, welche aber ihre Ursache in den Altern der Zellen[4]) haben.

---

1) Sog. homobarische Blätter (s. Neger, 1912).

2) Den wir oben kurzweg als Blattfall infolge von Altersschwäche bezeichnet haben.

3) Diese Bestimmung des Wassergehalts ist im Winter ausgeführt worden.

4) Wobei das Alter der einzelnen Nadeljahrgänge allerdings keine absolut feste Zahl ist, sondern entsprechend den äußeren Lebensbedingungen innerhalb gewisser Grenzen schwankt (s. S. 611).

Die dem Blattfall vorangehenden Stoffwechselstörungen wurden schon frühzeitig erkannt, namentlich von Ebermayer (1876), Weber u. a. Nachdem dann Wehmer (1892) darauf aufmerksam gemacht hatte, daß infolge falscher Interpretierung der Analysenresultate die Abwanderung der Mineralstoffe aus absterbenden Blättern nicht als einwandfrei erwiesen gelten kann, wurde die ganze Frage erneut von Ramann (1912)

Man wird also, wie dies schon Dingler tat, dem physiologischen Alter eines immergrünen Blattes für den Zeitpunkt des Falles eine nicht geringe Bedeutung beimessen müssen.

Schwere Störungen des normalen Lebensganges durch mächtig wirkenden Faktoren sind es schließlich auch, wenn infolge der Einwirkungen giftiger Gase wie SO_2, HCl, HF, SiF_4 u. a. die Nadeln der immergrünen Koniferen frühzeitig zu Boden fallen. Wie an anderer Stelle (1914) ausgeführt wurde, beeinflussen giftige Gase sowohl den Assimilations- wie den Transpirationsvorgung in sehr ungünstigem Sinn, den letzteren derart, daß zunächst die Wasserabgabe gesteigert, die Wasserbewegung im Innern der Achse aber herabgesetzt wird, was dann früher oder später zu einer Vertrocknung der Blätter — und in der weiteren Folge zum Abfall — führt.

Wenn somit die physiologische Ursache des Blattfalles in den meisten Fällen in einer Herabsetzung bzw. Störung der Stoffwechselvorgänge zu suchen sein wird, so ist damit noch nicht der Ort bestimmt, an welchem die Ablösung erfolgt, d. h. es bedarf hiezu eines besonderen anatomischen Vorganges.

Bei den ältesten Autoren, von welchen hier nur Schacht genannt sein möge (1856), finden wir die Ansicht vertreten, daß die Blätter durch eine Korkschicht abgetrennt würden, und diese Vorstellung behielt ihre Geltung — selbst Th. Hartig schloß sich ihr (1878) noch an — trotzdem daß schon im Jahr 1860 H. v. Mohl ihre Unrichtigkeit nachgewiesen hatte. 1879 bestätigte Bretfeld die Ausführungen H. v. Mohls; er erkannte, daß die Korkbildung nicht die primäre, sondern eine für den Blattlösungsvorgang selbst unwesentliche sekundäre Erscheinung ist. Bei den baumartigen Monokotylen, Aroideen, Orchideen usw. fand Bretfeld die Trennungszone, längs der die Ablösung erfolgt, schon im Jugendzustand ausgebildet. Weitere Beiträge in dieser Richtung wurden geliefert von Fouilly (1899), Tison (1900), Löwi (1906), Lee (1911) u. a.

Die anatomischen Verhältnisse des Blattabfalles der Nadelhölzer waren, von der oben zitierten Behrensschen Abhandlung abgesehen, noch wenig berücksichtigt worden.

---

und Swart (1914) untersucht und dabei die Richtigkeit der alten Theorie von der Rückwanderung der Aschenbestandteile aus ablebenden Blättern definitiv bewiesen.

1) Eine kurze Übersicht über die geschichtliche Entwicklung dieser Frage gibt H. v. Mohl in der zitierten Arbeit.

Es soll nun im folgenden versucht werden, die Vorgänge des Blattabfalles dieser Pflanzengruppe nach ihrer physiologischen und anatomischen Seite hin vergleichend zu betrachten.

b) Eigene Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen.

1. Physiologische Ursachen des Nadelfalles.

Daß Wasserverlust in den meisten Fällen dem Nadelfall vorausgeht, ergab sich aus einer Reihe von Wasserbestimmungen.

Nadeln, welche zum Abfallen reif waren — oft genügte ein schwacher Stoß —, waren durchweg wasserärmer als benachbarte festhaftende; z. B. bei einem Exemplar von *Abies magnifica* des forstbotanischen Gartens, das durch Frost gelitten hatte, wurden die Werte 57 % bezw. 47 % (als Wassergehalt) ermittelt.

Besonders leicht lassen *Picea* und *Tsuga* ihre Nadeln beim Austrocknen fallen. Um zu ermitteln, wie weit der Wassergehalt gesunken sein muß, damit dieser Vorgang eintritt, wurden im Winter 1913/14 frische, gesunde Triebe zum Trocknen ins warme Zimmer gebracht. Sowie die ersten Nadeln sich zum Abfall anschickten, wurde der Wassergehalt derselben festgestellt und folgende Werte gefunden:

Picea	20,3 %,
Tsuga	32,8 „

Der Wassergehalt frischer Nadeln (gleiches Alter, vom gleichen Sproß) betrug:

Picea	62,2 %,
Tsuga	65,2 „

Es bedarf also eines Wasserverlustes von 41,9 % (bei *Picea*) und 32,4 % (bei *Tsuga*), damit die Nadeln zum Abfall kommen.

Daß die Nadeln der Fichte selbst im abgestorbenen Zustand bis zu einem gewissen Grad von der noch lebenden Achse her mit Wasser versorgt werden und daher nicht sofort abfallen, sofern der Wasserverlust nicht sehr schnell erfolgt, geht aus folgendem kleinen Versuch hervor.

Einige Triebe einer Fichtentopfpflanze wurden einer mäßigen Wirkung des Föhnapparats[1]) ausgesetzt, bis die vom warmen Luft-

1) Bei intensiver Wirkung des Föhnapparats fallen die Nadeln natürlich sogleich ab.

strom getroffenen Nadeln getötet waren, was an einer nachträglich sich einstellenden schwachen Rötung erkennbar war. Der Wassergehalt war dabei auf 45 % gesunken, befand sich also noch weit über dem oben ermittelten kritischen Punkt (von 20,3 %). Die Pflanze stand dann, gut bewässert, noch wochenlang im geheizten Zimmer an einem sonnigen Fenster, ohne daß an den getöteten Trieben Nadelfall eintrat. Wenn dagegen ein solcher Sproß abgeschnitten wurde, so fielen die abgestorbenen Nadeln schon nach 1—2 Stunden bei der geringsten Berührung ab.

Es kann nach diesem Versuch kein Zweifel darüber bestehen, daß getötete Fichtennadeln in geringem Maße aus der noch lebenden Achse Wasser nachziehen.

Starker lokaler Wasserverlust wurde auch dadurch erzielt, daß die Nadeln eines Teiles der Spreite beraubt wurden[1]).

Die Versuche wurden teils an Topfpflanzen ausgeführt — die, zwar noch in Winterruhe, aber im geheizten Zimmer standen —, teils an Bäumen im Freien (im Botanischen Garten), vorwiegend zur Zeit des Treibens, teils mit abgeschnittenen Zweigen (gleichfalls zur Zeit des Treibens), und zwar mit folgenden Pflanzen: *Taxus baccata, Picea excelsa, Tsuga canadensis, Abies Nordmanniana, Pseudotsuga Douglasii, Larix europaea, Cedrus Deodara* und *Pinus strobus.*

Das Ergebnis der ersten Versuchsreihe (Topfpflanzen) war im allgemeinen ein baldiges Abfallen der austrocknenden (angeschnittenen) Nadeln. Eine Ausnahme machte nur *Abies.* Die Nadelstümpfe wurden 5—6 Wochen lang nicht abgeworfen, bis Anfang April Saftsteigen eintrat; nun fielen sie sämtlich innerhalb 14 Tagen ab. Der Abfall ist also bei *Abies* offenbar nicht auf Rechnung der Austrocknung, sondern des Treibens zu setzen.

---

1) Um zu ermitteln, welche Rolle dabei etwa der Wundreiz spielen könnte, wurden die Versuche zunächst in der Weise angestellt, daß die obere Schnittwunde durch eine Wachs-Kolophoniummischung wieder geschlossen wurde (in diesem Fall wäre also der Wundreiz allein tätig, während bei Weglassung dieses Verschlusses Wundreiz und Wasserverlust zusammen wirkten). Es zeigte sich, daß Nadelfall nicht eintrat, wenn etwa nur die obere Hälfte der Nadel beseitigt und die Wunde luftdicht abgeschlossen wurde.

Wenn dagegen die Nadel bis auf ein wenige Millimeter langes Stück der Basis entfernt wurde, dann fiel dieser Stummel nach kurzer Zeit ab, auch wenn die Wundfläche verklebt war.

Die Versuche wurden deshalb — um den Wundreiz auszuschließen — in der Weise angestellt, daß stets nur die obere Nadelhälfte oder nur die Spitze abgeschnitten wurde.

Die zweite Versuchsreihe im Freien an treibenden Pflanzen hatte das Resultat, daß die Nadelstümpfe von *Picea*, *Tsuga*, *Larix*, *Cedrus*, *Taxus* wochenlang gesund blieben und nicht abfielen.

Anders verhielt sich auch hier wieder *Abies* (eine Mittelstellung nahm *Pseudotsuga* ein); bei ersterer Gattung wurden die Stümpfe ausnahmslos bald abgeworfen.

Dieser auffallende Gegensatz ist nicht leicht zu erklären. Es hat den Anschein, als ob die Nadelstümpfe der erstgenannten Gat-



Fig. 1. *Abies pectinata*.
Links in Wasser stehend, starker Nadelfall; rechts trocken, kein Nadelfall.

tungen (*Picea, Cedrus* usw.), die, wie wir gesehen haben, im Winterzustand infolge von Austrocknung (am reichlichsten die angeschnittenen und daher der Vertrocknung preisgegebenen) leicht abfallen, an treibenden Pflanzen von der Achse her gut mit Wasser versorgt und so am Abfallen gehindert wurden.

Bei der Tanne dagegen (z. T. auch *Pseudotsuga*), deren Trennungsschicht aus toten Zellen besteht, die sehr viel Luft enthalten (s. u.), scheint die Wasserversorgung von der Achse her auf

Schwierigkeiten zu stoßen und demgemäß wird die Nadel abgestoßen, wobei — im Zusammenhang mit dem Treiben — ein unter der Trennungsschicht entstehendes Korkgewebe sein übriges tut.

Besonders interessant war das Ergebnis der dritten Versuchsreihe mit abgeschnittenen Zweigen, die teils in Wasser tauchten, teils von unten her der Vertrocknung preisgegeben waren. Es läßt sich am anschaulichsten in einer Tabelle veranschaulichen.



Fig. 2. *Picea excelsa.* Links trocken, starker Nadelfall; rechts in Wasser, kein Nadelfall.

	Nadelfall: +, kein Nadelfall: —	
	in Wasser tauchend	trocken
Abies	+	—
Picea	—	+
Tsuga	—	+
Cedrus	—	+
Larix	—	+
Taxus	—	+
Pseudotsuga . . .	—	+

(Bildlich sind hier nur *Abies, Pseudotsuga, Picea* und *Taxus* dargestellt, Fig. 1—4.)

Auch dieser Versuch spricht dafür, daß die Nadeln von *Picea, Tsuga* usw. — auch die angeschnittenen — von der Achse her mit Wasser versorgt werden (wo solches zur Verfügung steht) und daher nicht abfallen, daß dagegen die Wasserversorgung der Tannennadeln erschwert ist (lufthaltige Trennungsschicht?).

Daß an den trocken gehaltenen Tannenzweigen die Nadeln[1]) so sehr fest haften, ist vermutlich darauf zurückzuführen, daß die oberhalb und unterhalb der Trennungsschicht befindlichen Gewebe



Fig. 3. *Taxus baccata.*
Links in Wasser tauchend, kein Nadelfall; rechts trocken, starker Nadelfall.

sich (bei Eintrocknung) in gleichem Maße zusammenziehen und daher ein Antagonismus zwischen beiden Geweben nicht zustande kommt.

Jedenfalls findet so das zähe Haften der Nadeln an Tannenzweigen (Herbar, Deckmaterial) eine plausible Erklärung.

Ein Nebenversuch bezweckte die Feststellung, ob durch Erhöhung der Luftfeuchtigkeit das bisher gewonnene Bild des Nadelfalles der Koniferen eine Änderung erfährt.

---

1) Bezw. Nadelstümpfe.

Über eine Topfpflanze von *Abies Nordmanniana* sowie über abgeschnittene, in Wasser tauchende Zweige von *Abies Nordmanniana, Tsuga canadensis, Pseudotsuga Douglasii, Cedrus Deodara, Pinus strobus, Taxus baccata* wurden Glasglocken gestülpt. Die Nadeln waren in der üblichen Weise in der oberen Hälfte gestutzt. Die Beobachtung erstreckte sich auf einen Zeitraum von 3 Wochen. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft betrug andauernd 90—95 %.



Fig. 4. *Pseudotsuga Douglasii.*
Links in Wasser stehend, kein Nadelfall; rechts trocken, schwacher Nadelfall, vorwiegend der älteren Nadeln.

Bei sämtlichen Arten blieben die Stümpfe haften[1]).

Bemerkenswert ist namentlich das Verhalten von *Abies,* deren Nadelstümpfe offenbar deshalb nicht abfielen, weil durch die feuchte Atmosphäre eine Austrocknung derselben verhindert wurde.

---

1) Auch dieser Versuch zeigt, daß — mäßige Beschneidung der Nadeln vorausgesetzt — der Wundreiz vernachlässigt werden kann.

Wenn sich auch aus den geschilderten Versuchen im allgemeinen der Schluß ziehen läßt, daß die Austrocknung der Nadeln — wenigstens bei den zum Versuch herangezogenen Arten — auf die eine oder andere Weise für den Nadelfall von ausschlaggebender Bedeutung ist, so darf dieser Schluß nicht ohne weiteres verallgemeinert werden; denn die Douglastanne nimmt unter gewissen Umständen eine Sonderstellung ein.

Bei dieser Art wurde nämlich beobachtet, daß die jüngeren und älteren Nadeln ein verschiedenes Verhalten zeigen.



Fig. 5. *Pseudotsuga Douglasii.*
Nach Vortrocknung in Wasser gelegt; die jüngsten Nadeln (1913) fallen ab, während die älteren (1912, 1911 usw.) haften bleiben.

Wenn abgeschnittene Zweige von *Ps. Douglasii* mit etwa sechs Nadeljahrgängen an der Luft liegen bleiben, dann lösen sich vorwiegend die Nadeln der älteren Jahrgänge (3—12jährig) ab, während die jüngeren (1—3jährig) noch lange Zeit fest haften.

Wenn aber vorgetrocknete Zweige, deren ältere Nadeln noch größtenteils fest sitzen, in Wasser gelegt werden, dann findet eine glatte Ablösung vorwiegend der jüngeren Nadeln statt, während nur die älteren am Zweig sitzen bleiben (Fig. 5).

Eine Erklärung für dieses merkwürdige verschiedene Verhalten zu geben, wird nicht leicht sein.

Noch auffallender ist der Nadelfall der Douglastanne, zuweilen auch der Weißtanne, nach Einwirkung wässeriger oder auch gasförmiger schwefeliger Säure. In beiden Fällen ist der Zusammenhang zwischen Nadel und Achse derart gelockert, daß trotz ungeminderten Wassergehalts die Nadeln bei der geringsten Berührung abfallen.

Dieses Verhalten steht in bemerkenswertem Gegensatz zu dem der Fichte, bei welcher nach Abtötung durch SO_2 niemals Nadelfall eintritt, sofern der Wassergehalt der Nadeln unverändert bleibt.

Es verdient erwähnt zu werden, daß bei Einwirkung eines alkalischen Giftes (z. B. NH_3), an Stelle der SO_2, der Nadelfall der Douglastanne ausbleibt, ebenso, wenn die mit SO_2 behandelten Zweige nachträglich in NH_3-Dampf gebracht werden.

Man wird nicht fehl gehen, hieraus den Schluß zu ziehen, daß die schwefelige Säure in irgend einer Weise eine mazerierende Wirkung auf die Zellen der Trennungsschicht auszuüben vermag.

2. Die Anatomie des Nadelfalles.

Behrens, der die anatomischen Vorgänge beim Nadelfall der Koniferen zuerst eingehender studiert hat (1886), unterscheidet folgende Arten des Blattabwurfs:

α) Abwurf infolge einer sekundär angelegten Trennungsschicht im Blattstiel: alle Taxaceen (mit Ausnahme von *Dacrydium*).

β) Abwurf durch den Korkmantel der Achse: Cupressaceen, Taxodiaceen, Araucariaceen.

γ) Abwurf durch eine schon frühzeitig — vor der fertigen Ausbildung des Blattes — angelegte Trennungsschicht: die meisten Abietaceen (außer *Pinus*).

Nach Behrens bildet *Abies* den Übergang vom zweiten zum dritten Typus, indem angeblich die zwar vorhandene Trennungsschicht an dem Zustandekommen des Blattabfalls nicht beteiligt wäre, dieser vielmehr durch eine unter der Trennungsschicht entstehende Lentizelle erfolgt. Wir können die Auffassung von Behrens nicht teilen, wie später gezeigt werden soll.

α) **Nadelfall der Taxaceen.**

Wir haben von dieser Familie hauptsächlich *Taxus* untersucht. Ergänzend zu den Angaben von Behrens sei bemerkt,

daß die Ablösung ebenso wie bei den Dikotylen durch ein kurz vor dem Nadelfall entstehendes Folgemeristem erfolgt, daß aber kein Auseinandertreten der Zellen mit intakten Wänden aus dem Verband stattfindet. Die Trennungsschicht besteht aus Zellen mit ungemein dünnen, zarten Wänden, die quer zur Längsachse der Nadel verlaufen (Fig. 6).

Ferner ist hervorzuheben, daß das Absterben der Blätter bei der Eibe durchaus nicht immer eine Ablösung zur Folge haben muß. Man kann sehr häufig beobachten, daß die Nadeln ganzer

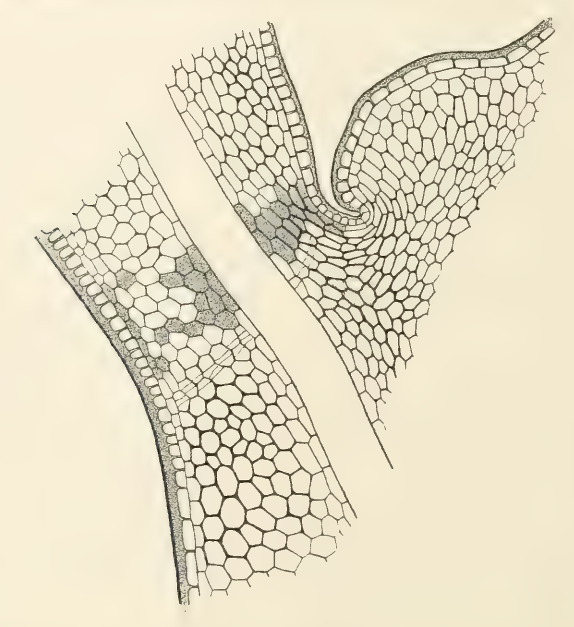


Fig. 6. *Taxus baccata.*
Trennungsschicht aus sehr zarten, meristematisch bleibenden Zellen bestehend, welche den Treiblaubfall verursacht. Vergr. 53 $^1/_2$.

Triebe abgestorben sind, ohne daß ein Abfall eintritt; sie haften im Gegenteil sehr fest und beim Versuch, die Nadeln abzulösen, brechen sie an einer beliebigen Stelle des Blattstiels oder der Spreite ab. Dies hat darin seinen Grund, daß dann keine Trennungsschicht gebildet wurde; gewöhnlich ist in diesem Fall auch die Achse abgestorben.

In dem oben beschriebenen Fall der Bildung einer Trennungsschicht — man beobachtet diese namentlich in der Zeit des Treibens und insofern hat der normale (in der Natur besonders im Früh-

jahr sich abspielende) Nadelfall der Eibe durchaus den Charakter eines Treiblaubfalles — gehen der Entstehung des Folgemeristems eigentümliche Umänderungen in den nahe dem Blattstiel liegenden Mesophyllzellen voraus. Der Inhalt der letzteren färbt sich braun, es entstehen offenbar Degenerationsprodukte und reichlich fettes Öl. Auch in dem Gefäßbündel sind solche Inhaltsveränderungen nachweisbar. Allem Anschein nach wird der Zusammenhang des Blattes mit der Achse nicht — wie bei den Dikotylen — durch ein einfaches Zerreißen, sondern durch eine Art Mazeration unterbrochen.

Außer dieser Art von Nadelfall — wir dürfen sie wohl als die normale bezeichnen — kommt bei der Eibe noch eine zweite vor.

Wenn im Winterzustand — an Topfpflanzen — die obere Hälfte der Nadel abgeschnitten wird, so erfolgt in Kürze — sei es infolge von Austrocknung, sei es durch den Wundreiz — eine spontane Ablösung des Nadelstumpfes, und zwar genau an der gleichen Stelle, wo sonst das Folgemeristem sich bildet, merkwürdigerweise ohne daß auch nur eine Spur einer sekundär gebildeten Trennungsschicht zu erkennen wäre.

Es muß dahingestellt bleiben, wie zu erklären ist, daß trotz des Mangels einer Trennungsschicht die Ablösung stets an der gleichen scharf umschriebenen Stelle des Blattstiels erfolgt.

β) Nadelfall der Cupressaceen und Taxodiaceen.

Von Cupressaceen wurde *Juniperus chinensis*, als Vertreter der Sektion *Sabina*, und *J. alpina*, als Vertreter der Sektion *Oxycedrus*, untersucht, von Taxodiaceen *Taxodium distichum*, *Sequoia sempervirens* und *Cryptomeria japonica*.

Die Nadeln der beiden *Juniperus*-Arten werden durch Peridermbildung abgeworfen, doch besteht hinsichtlich des Zeitpunktes und der Art der Bildung ein wesentlicher Unterschied. Bei *Juniperus alpina* besitzen die zweijährigen Sproßabschnitte schon Periderm, die Ablösung der Nadeln erfolgt jedoch erst nach 4—5 Jahren. Inzwischen stirbt wohl die eine oder andere Nadel ab und wird auf die von Behrens geschilderte Weise abgetrennt (Fig. 7).

An den Sprossen von *J. chinensis* tritt Peridermbildung erst nach 3—4 Jahren ein und gleichzeitig damit erfolgt Abschnürung aller Nadeln. Dieselben bleiben aber noch lange Zeit haften.

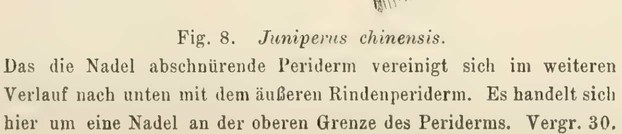


Fig. 8. *Juniperus chinensis.*
Das die Nadel abschnürende Periderm vereinigt sich im weiteren Verlauf nach unten mit dem äußeren Rindenperiderm. Es handelt sich hier um eine Nadel an der oberen Grenze des Periderms. Vergr. 30.

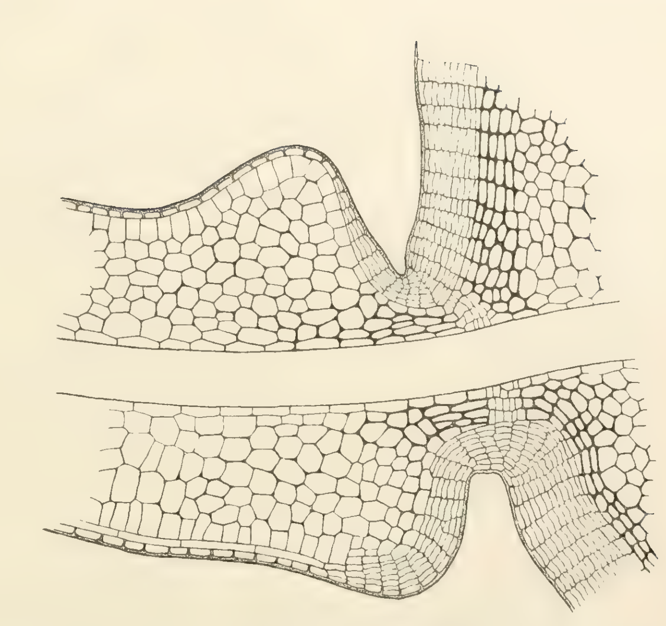


Fig. 7. *Juniperus alpina.*
Abstoßen der Nadel (4 jährig) durch Peridermbildung. Vergr. 60,

Wenn es vorkommt, was nicht selten ist, daß schon im 1., 2. oder 3. Jahr die eine oder andere Nadel abstirbt, so wird sie durch ein „tief im Innern der Rinde aus der dem Phloem angrenzenden Parenchymschicht entstehendes Phellogen“ [1]) abgegliedert (Fig. 8).

Diesen anatomischen Unterschieden gemäß spielt sich der Nadelfall beim Austrockenen eines Zweiges verschieden ab. Beim Typus *Oxycedrus* genügt, entsprechend der schmalen Ansatzstelle der Nadel, schon eine schwache Berührung, um die Ablösung herbeizuführen. Die mit breiter Fläche der Achse aufsitzenden Nadeln der *Sabina*-Arten dagegen bleiben haften. Vermutlich spielt bei *Oxycedrus* ein Antagonismus zwischen austrocknendem Blattgewebe und frischem, wasserreichem Rindengewebe eine Rolle; bei *Sabina* dagegen fehlt dieser Antagonismus, denn sowohl das Blatt wie das äußere Rindengewebe sind wasserarm geworden.

Bezüglich der Abschnürung der Nadeln bei *Sequoia*, *Cryptomeria* und *Taxodium* können wir den Angaben von Behrens nichts hinzufügen.

γ) Nadelfall der Abietaceen.

Von Abietaceen wurden untersucht *Picea excelsa*, *P. Omorica*, *Abies Nordmanniana*, *A. pinsapo*, *A. pectinata*, *Keteleeria Fortunei*, *Pseudotsuga Douglasii*, *Tsuga canadensis*, *Cedrus Deodara*, *C. Libani*, *Larix europaea*, *Pseudolarix Kämpferi*, *Pinus silvestris*, *P. flexilis*, *P. strobus*.

Alle diese Abietaceen besitzen eine schon früh ausgebildete Trennungsschicht, ähnlich wie sie Bretfeld (1879) bei den baumartigen Monokotylen usw. beschrieben hat.

Wie bei diesen wird auch bei den genannten Abietaceen (mit Ausnahme der Gattung *Pinus*) die Trennungsschicht schon zu einer Zeit angelegt, in welcher das Gewebe der Nadel noch nicht differenziert ist. In vielen Fällen erfolgt die Abtrennung der Nadel an der Grenze einer Hart- und Zartschicht. Als Hartschicht ist die eigentliche Trennungsschicht aufzufassen, die in der Regel am Blattpolster haften bleibt, als Zartschicht die nadelwärts angrenzenden Zellen mit oft ungemein zarten Wänden.

---

1) Wie schon Behrens ausführt.

Picea excelsa.

Behrens (a. a. O.) hat den Aufbau der Nadel und des Blattkissens bei *Picea excelsa* genau beschrieben. Was er nicht erwähnt hat, ist, daß auf die kleinzellige Sklerenchymschicht nadelwärts nicht sofort die großzellige, sog. hyaline Schicht folgt, sondern erst eine Reihe dreieckiger zahnförmiger Zellen mit z. T. äußerst zarten Wänden (s. Fig. 9).

Es ist ohne weiteres verständlich, daß diese zarte Zellschicht bei der Abtrennung der Nadel eine wesentliche Rolle spielt.

Einschaltungsweise sei hier ein Punkt kurz behandelt, der für das allgemeine Verständnis der Morphologie der Koniferennadel von Wichtigkeit ist.

Behrens drückt sich aus: „Der Peridermmantel der Achse setzt sich in die Nadelbasis bis zur Trennungsschicht fort."

Gleich anderen Autoren faßt also Behrens das Gewebe unter der Trennungsschicht noch als zur Nadel gehörig auf. Er findet bei *Picea*, *Tsuga*, *Larix*, *Cedrus* die Trennungsschicht in der Mitte des Stiels. Will man an dieser Auffassung festhalten, dann liegt der ungewöhnliche Fall vor, daß bei diesen Abietaceen die eine Hälfte des Nadelstieles abgeworfen wird, die andere aber stehen bleibt. Faßt man andererseits bei *Picea*, *Larix* und *Cedrus* nur den Teil von der Rinde bis zur Trennungsschicht als Stiel auf, so muß man dies folgerichtig auch bei *Tsuga* und *Pseudotsuga* tun. Das geht aber insofern nicht an, als bei diesen, besonders bei *Tsuga*, eine deutlich gestielte Spreite abgeworfen wird.

Um einen Ausweg in diesen Widersprüchen zu finden, empfiehlt es sich, die Nadel bezw. den Nadelstiel, wo ein solcher vorhanden ist, da beginnen zu lassen, wo die Trennungsschicht sich findet, bis zu welcher sich ja auch das Periderm der Achse fortsetzt. Der Teil unter der Trennungsschicht ist dann als Polster aufzufassen. Bei *Tsuga* ist, wie schon erwähnt, ein deutlicher Stiel ausgebildet, bei *Picea*, *Larix*, *Cedrus* fehlt ein solcher; *Pseudotsuga* und einige *Abies*-Arten nehmen eine Mittelstellung ein.

Die Trennungsschicht von *Picea* wird schon sehr früh angelegt. Untersucht man vom Austreiben der Knospen an die jungen Nadeln von Zeit zu Zeit, so findet man, daß die Stelle der späteren Trennungsschicht als primäres Meristem erhalten bleibt, während das benachbarte Gewebe eine weitergehende Differenzierung erfährt. Allmählich wird auch die Trennungsschicht ausgebildet, zuerst, etwa nach 3 Wochen, die kleinzellige Sklerenchymplatte, dann nach 6—7 Wochen die großzellige, sog. hyaline Schicht (Fig. 9).

Hand in Hand mit der Ausbildung der letzteren geht die Entstehung des Periderms der Achse. Nun erst kann ein Nadelfall eintreten. Ein einfacher Versuch beweist dies. Läßt man abgetrennte, einerseits 3 Wochen, anderseits ca. 7 Wochen alte Triebe der Fichte austrocknen, dann tritt nur bei den letzteren Nadelfall ein, nicht aber bei ersteren. Es kann also kein Zweifel darüber

bestehen, daß die kleinzellige Sklerenchymschicht nicht ausreicht, um den Nadelfall herbeizuführen, vielmehr ist dazu das Vorhandensein der hyalinen Schicht und des Rindenperiderms nötig.

Daß auch das letztere eine wichtige Rolle beim Nadelfall spielt, läßt sich aus dem Umstand schließen, daß bei *Tsuga*, *Larix* und *Cedrus*, wo nur eine Trennungsschicht vorhanden ist, der Nadelfall gleichfalls erst nach der Bildung des Periderms erfolgt.

Die Rolle des letzteren wird darin bestehen, daß es die Vertrocknung, und damit die Volumenabnahme des Polsters verzögert

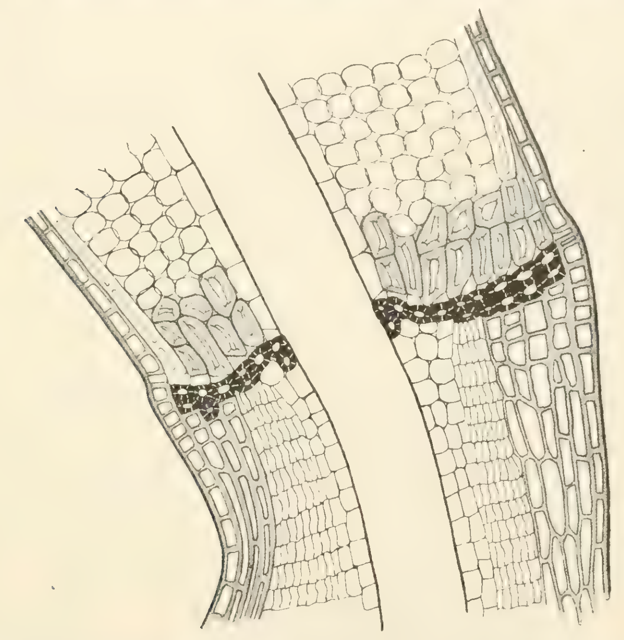


Fig. 9. *Picea excelsa.*
Dickwandige Trennungsschicht, darüber hyaline Schicht, zwischen beiden zartwandige, zahnförmige Zellen, Nadel einjährig (d. h. einmal überwintert). Vergr. 115.

oder verhindert, während die Nadel, welche eines solches Schutzes entbehrt, namentlich in der hyalinen Schicht, eine starke Kontraktion erfährt, die dann früher oder später zum Nadelfall führt[1]).

Ergänzend sei erwähnt, daß hinsichtlich der Ausbildung der Trennungsschicht kein Unterschied besteht zwischen den beiden

1) Es sei hier noch einmal an die früher von mir (1911) gemachte Beobachtung erinnert, daß der Nadelfall der Fichte unterbleibt an von *Lophodermium macrosporum* infizierten Nadeln. Das Mycel dieses Pilzes hat die Eigentümlichkeit, die Zellen der hyalinen Schicht auszufüllen und sie so an der Kontraktion zu hindern. N.

Sektionen von *Picea: Eupicea* und *Omorica*, wie eine Untersuchung der Nadeln von *P. Omorica* lehrte.

Abies. Die Trennungsschicht von *Abies* ist zuerst von *Sanio* (1860) und dann von Stahl (1873) beschrieben worden. Als Zeit-

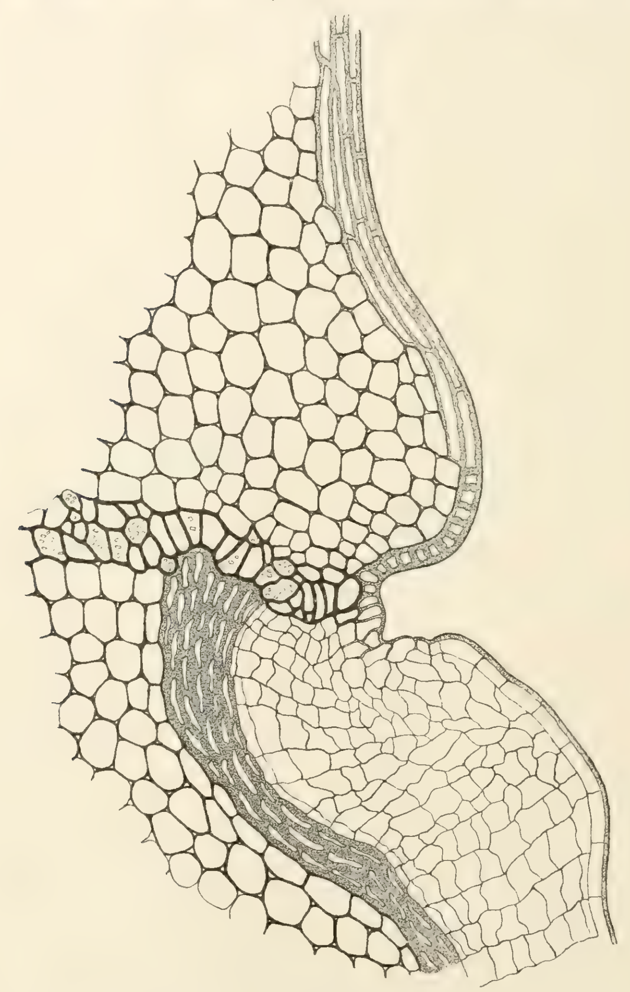


Fig. 10. *Abies Nordmanniana.*
Dickwandige Trennungsschicht, reich an Kristallen. Bemerkenswert sind die an der Trennungsstelle dünnwandigen Epidermiszellen, das unter der Epidermis befindliche Periderm und das noch tiefer liegende Kollenchym. Vergr. 75.

punkt ihrer Entstehung gibt Stahl den ersten Sommer an. Hierzu wäre zu bemerken, daß nach unseren Beobachtungen ihre Bildung schon etwa 8 Tage nach dem Aufbrechen der Knospen beginnt;

nach 3—4 Wochen ist sie von dem übrigen Gewebe deutlich unterschieden, wenn auch noch nicht voll ausgebildet[1]). Unterschiede zwischen den einzelnen Arten scheinen in dieser Hinsicht nicht zu bestehen. Wenigstens verläuft der Vorgang bei *Abies pinsapo* und *A. Nordmanniana* genau ebenso wie bei unserer Weißtanne.

Die Peridermbildung der Achse beginnt nach etwa 7 Wochen und damit auch die Anlage eines Peridermwulstes unterhalb der Trennungsschicht. Infolge der stärkeren Tätigkeit des Kambiums gerade unter dem Rande der Blattbasis wölbt sich die Epidermis bogenförmig vor. Das so entstandene höckerige Gebilde drückt schließlich gegen den Rand der Blattbasis, was jedenfalls zur Abstoßung der Nadel wesentlich beiträgt. Unter der Stelle starker Peridermbildung befindet sich ein breites Kollenchymband, dessen Aufgabe vermutlich ist, ein festes Widerlager für den oben beschriebenen Peridermhöcker zu bilden. Nicht ganz bedeutungslos dürfte ferner sein, daß die Innenwand der Epidermiszellen in der Höhe der Trennungsschicht — zuweilen auch die betr. Außenwand — unverdickt bleibt.

Füllzellen werden nicht gebildet, auch Interzellularen fehlen vollkommen, Teilungen „in der unter der Trennungsschicht liegenden Parenchymzellreihe“ (vgl. Behrens a. a. o. S. 34) treten nicht auf (Fig. 10).

Die Darstellung, welche Stahl und Behrens von der Entstehung der „Lentizelle“ geben, ist für *Pseudotsuga* zutreffend, nicht aber für *Abies*-Arten[2]).

Keteleeria. Diese der Gattung *Abies* systematisch nahe stehende Gattung zeichnet sich vor ihr hinsichtlich der Art des Blattfalles dadurch aus, daß ein abgeschnittener Sproß beim Vertrocknen die Nadeln ebenso leicht fallen läßt wie ein Fichtensproß.

---

1) Im fertig ausgebildeten Zustand ist diese Trennungsschicht auffallend lufthaltig. Der Luftgehalt scheint allerdings mit zunehmendem Alter zu steigen und ist schließlich derartig, daß es an Schnitten mit keinem Mittel möglich ist, die Luft vollkommen daraus zu entfernen. Es wurde schon früher darauf hingewiesen, daß damit vielleicht gewisse Erscheinungen des Nadelfalls zusammenhängen (S. 618). Außerdem enthalten die Zellen der Trennungsschicht auffallend viel oxalsauren Kalk in Form kleiner Kristalle.

2) Man erhält daher den Eindruck, als ob Stahl bei der Untersuchung und Beschreibung der „Lentizellenbildung“ unter der Trennungsschicht nicht eine *Abies*-Art, sondern *Pseudotsuga* unter den Händen gehabt habe (was wohl nicht ausgeschlossen ist, da die *Pseudotsuga*-Arten früher als zu *Abies* gehörig betrachtet wurden).

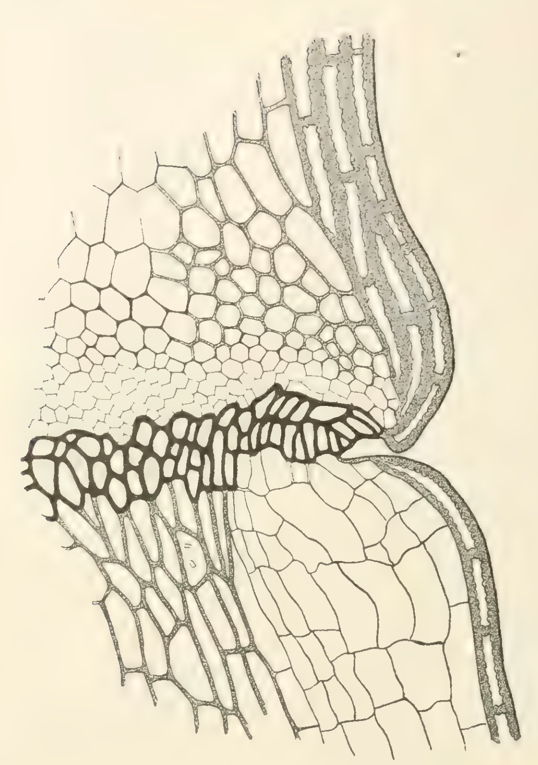


Fig. 11. *Keteleeria Fortunei.*
Vorgebildete dickwandige Trennungsschicht (Hartschicht), darüber dünnwandiges Gewebe (Zartschicht). Vergr. 107.

In anatomischer Hinsicht — was die Trennungsschicht anlangt — erinnert *Keteleeria* aber weit mehr an *Abies* als an *Picea*. Auffallend ist aber besonders das aus überaus zarten Zellen bestehende Gewebe der Blattbasis da, wo diese an die Trennungsschicht grenzt. Man könnte es mit den zartwandigen zahnförmigen Zellen bei *Picea* vergleichen. Hier erfolgt auch die Trennung, wenn die Nadel abfällt; in bezug auf den Peridermhöcker des Nadelkissens, der gegen einen ähnlichen Höcker an der Blattbasis drückt, erinnern die Verhältnisse bei *Keteleeria* an *Abies* (Fig. 11).

Pseudotsuga. Bei dieser Gattung behält, wie bei *Picea*, das Gewebe der späteren Trennungsschicht verhältnismäßig lange einen meristematischen Charakter. Die Sklerotisierung beginnt etwa 4—5 Wochen nach dem Aufbrechen der Knospen und zwar im Gewebe der Unterseite. Merkwürdigerweise wird nicht eine sich ganz hindurch ziehende Schicht von Sklerenchymzellen gebildet. Denn bei der ausgewachsenen Nadel zieht sich die aus dickwandigen Zellen gebildete Trennungsschicht von unten her bis an das Gefäßbündel, oberhalb des Gefäßbündels setzt sie aus und erst etwa 4—6 Zellreihen vom Gefäßbündel entfernt tritt die Trennungsschicht wieder auf, um von hier bis zum oberen Rand der Nadel — auch wieder 4—6 Zellen breit — sich hinzuziehen.

Diese eigentümlichen Verhältnisse sind in den Fig. 12 und 13 dargestellt.

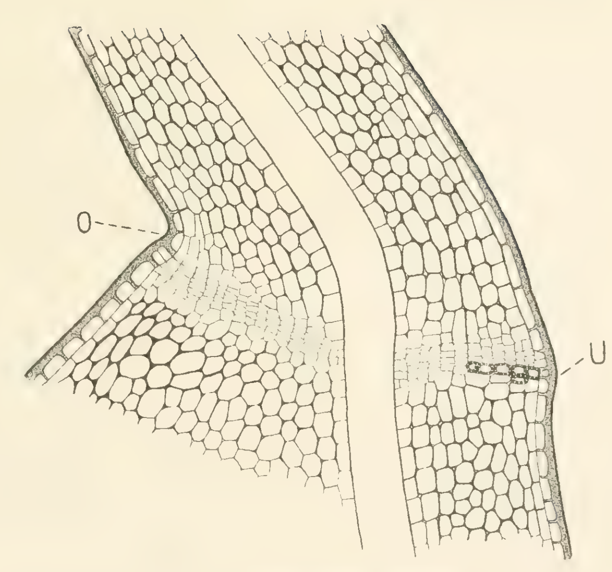


Fig. 12. *Pseudotsuga Douglasii.*

5 Wochen alte Nadel (O = Oberseite, U = Unterseite). Das die Trennungsschicht bildende Meristem durchzieht die Nadelansatzstelle. Trennungsschicht nur an der Unterseite teilweise ausgebildet. Vergr. 108.

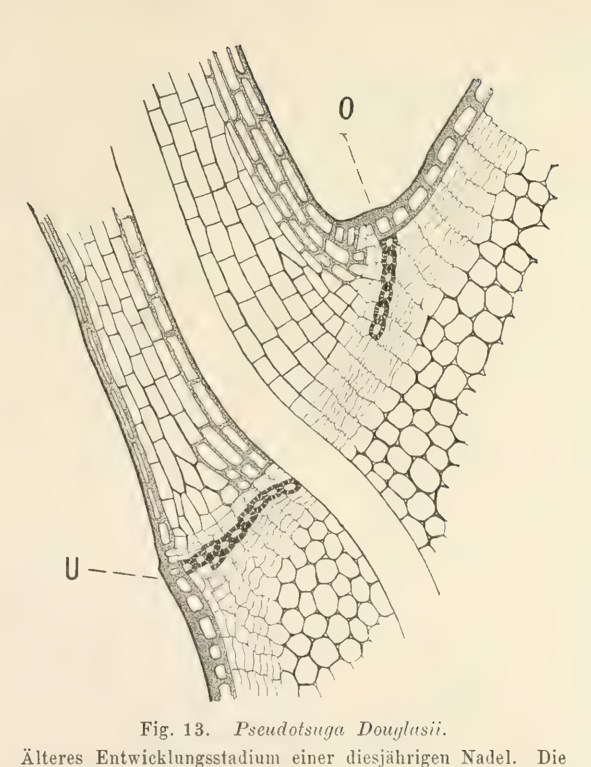


Fig. 13. *Pseudotsuga Douglasii.*

Älteres Entwicklungsstadium einer diesjährigen Nadel. Die dickwandige Trennungsschicht ist an der Unterseite *(U)* vollkommen ausgebildet; an der Oberseite *(O)* bleibt eine ca. 5 Zellen breite Schicht unverdickt. Darunter das an das Rindenperiderm anschließende Korkgewebe, das an der unverdickten Stelle besonders dicht ist. Vergr. 98.

Gerade an der Stelle, an welcher die Trennungsschicht nicht ausgebildet ist, setzt in dem darunter liegenden Gewebe eine besonders lebhafte Zellteilung und Korkbildung ein. Man hat den Eindruck, als ob dieses im ausgebildeten Zustand besonders dichte Korkgewebe dazu bestimmt wäre, die fehlende Trennungsschicht zu ersetzen.

Die Innenwände der Epidermiszellen bleiben genau in der Höhe der Trennungsschicht unverdickt. Die Zellwände der Zartschicht sind auch hier sehr dünn. Das Lumen der Zellen der Trennungsschicht ist bei *Pseudotsuga* — wie bei *Abies* — mit kleinen Kalkoxalatkristallen erfüllt.

Etwa 4—5 Wochen nach der Fertigausgestaltung der Trennungsschicht beginnen auch Zellen unterhalb der Trennungsschicht sich zu teilen und damit scheint der Vorgang seinen Anfang zu nehmen, den Stahl und Behrens als Lentizellenbildung (für *Abies*) beschrieben haben. Diese „Lentizelle" ist 3—4 Monate nach dem Austreiben der Knospen fertig; ihre Zellen stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit dem oben erwähnten, die Lücke der Trennungsschicht ausfüllenden Korkgewebe.

Für die eigentümlichen im vorigen Kapitel geschilderten Vorgänge des Nadelfalles bei *Pseudotsuga*, z. B. die Ablösung der jüngsten Nadeln in Wasser nach Vortrocknung, läßt sich auf Grund der Blattanatomie kaum eine Deutung geben.

Tsuga. Zu der eingehenden Beschreibung, die Behrens von den Verhältnissen bei *Tsuga canadensis* gegeben hat, ist nur wenig hinzuzufügen.

Die Trennungsschicht wird auch hier sehr früh, etwa 2—3 Wochen nach dem Beginn des Treibens, angelegt. Die braunen Inhaltsstoffe in den oberen Zellen der Trennungsschicht fehlen noch, werden aber schon in den nächsten Wochen ausgeschieden. Wie Behrens hervorhebt, ist bei *Tsuga* auch die Epidermis an der Trennungsschicht beteiligt (Fig. 14); dagegen erwähnt er nicht, daß unterhalb der Zellreihe mit braunem Inhalt noch eine Reihe verdickter Zellen vorhanden ist, die einen wesentlichen Bestandteil der Trennungsschicht ausmachen.

Eine aktive Rolle beim Nadelfall scheinen die eigentümlich gestalteten Epidermiszellen, direkt unter der Trennungsschicht, mit ihren zur Längsachse schief gerichteten Querwänden zu spielen.

Auffallend ist, daß nach dem Nadelfall die Oberfläche des Polsters stets eine konkave Wölbung erkennen läßt, die darauf hindeutet, daß hier eine Kontraktion des Gewebes stattgefunden hat. Die Oberfläche der gewölbten Blattnarbe ist von den stark verdickten Zellen gebildet, während die mit braunem Inhalt versehenen Zellen gleichzeitig mit der Nadel abgestoßen werden. Die Peridermbildung der Achse beginnt etwa 4—5 Wochen nach der Triebentwicklung, also etwa Anfang Juli.

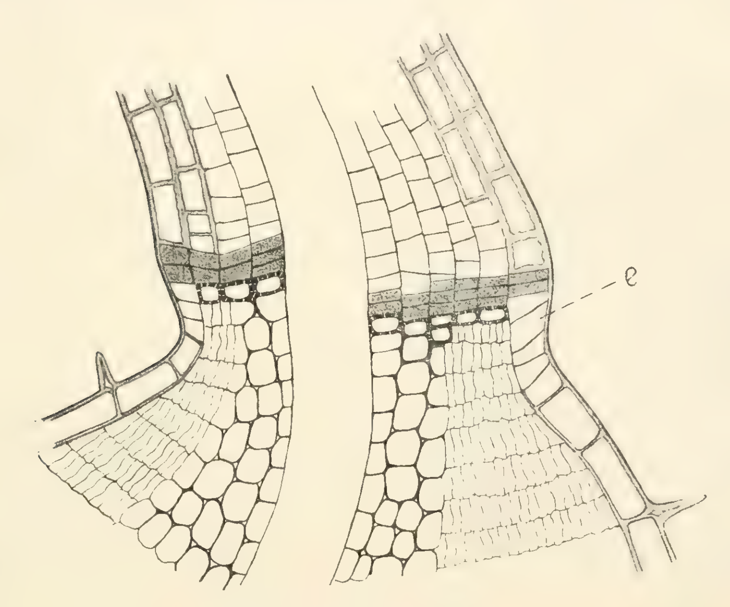


Fig. 14. *Tsuga canadensis.*
Nadel zweijährig. Zellen der Trennungsschicht mit braunen Massen erfüllt, darunter dickwandige Zellen und subepidermales Korkgewebe. *e* = Epidermiszellen mit schiefen Wänden. Vergr. 140.

Cedrus, Larix, Pseudolarix.

Bei *Cedrus* und *Larix* wird die Trennungsschicht schon sehr früh, nämlich etwa 2—3 Wochen nach dem Beginn des Treibens, fertig ausgebildet.

Sie besteht bei beiden Gattungen aus sklerotisierten Zellen, die deutliche Korkreaktion geben. Bei *Cedrus* sind sie denen der Trennungsplatte von *Picea* sehr ähnlich und wie diese getüpfelt. Bei *Larix* sind sie teils klein-, teils großlumig, weniger stark verdickt und weniger getüpfelt. Ein Unterschied zwischen Primär-

nadeln und Kurztriebnadeln hinsichtlich der Trennungsschicht besteht weder bei *Larix* noch bei *Cedrus.*

Man ist wohl berechtigt — angesichts der verschiedenen Lebensdauer der Nadeln bei *Larix* und *Cedrus*, erstere sommergrün, letztere immergrün — Unterschiede in der Ausbildung der Trennungsschicht zu erwarten. Nun bestehen solche zweifellos, aber sie sind eigentlich nicht derart, daß sie das verschiedene Verhalten zu erklären vermöchten.

Bei *Larix* zieht sich die Trennungsschicht durch die ganze Nadel hindurch, d. h. sie erstreckt sich bis in die Epidermis; bei *Cedrus* bleibt die Epidermis unverändert, d. h. die Trennungsschicht erstreckt sich nur bis an die Epidermis; bei *Larix* ist die Trennungsschicht von dem nach oben sich anschließenden Gewebe der Nadelbasis nicht scharf abgegrenzt, weshalb man zuweilen über die Mächtigkeit der Trennungsschicht im Zweifel sein kann; bei *Cedrus* grenzt die Trennungsschicht äußerst scharf an eine aus sehr dünnwandigen Zellen bestehende Zartschicht (Fig. 15 und 16).

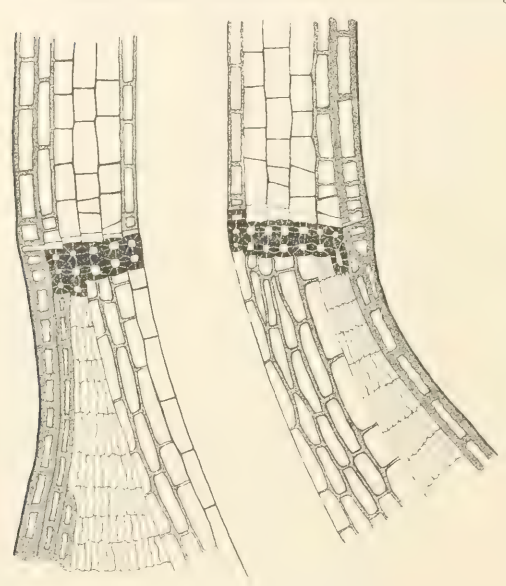


Fig. 15. *Cedrus Deodara.*
6 Wochen alte Nadel. Über der dickwandigen Trennungsschicht zartwandige Zellen. Das subepidermale Periderm im Blattpolster läßt einen den Zentralstrang einhüllenden Parenchymzylinder übrig. Vergr. 105.

Das Auswachsen der Kurztriebe zu Langtrieben erfolgt sowohl bei *Cedrus* wie bei *Larix* etwa 4 – 5 Wochen nach der Entwicklung der Maitriebe. Gleichzeitig tritt Peridermbildung an der Achse ein und dann besteht die Möglichkeit des Blattfalles.

Über die Art der Ablösung bei der Lärche liegen Beobachtungen von Mayr und Behrens vor, die sich aber bis zu einem gewissen Grad widersprechen.

Während Behrens die Sache so darstellt, daß der Abfall der Nadeln „durch ungleichmäßige Kontraktion im Gewebe des Blatt-

grundes" — also ähnlich wie bei *Picea* — zustande kommt, behauptet Mayr, daß der Abwurf die Folge der Bildung eines zweiten, innerhalb des Nadelkissens entstehenden Korkgewebes sei, welches „nach rückwärts und unter dem ins Blatt ausbiegenden Gefäßbündel entlang sich fortsetzt und das Gefäßbündel gewissermaßen unterbindet".

Was die Behrenssche Auffassung betrifft, so ist einzuwenden, daß bei *Larix* nicht nur die für *Picea* charakteristische hyaline Schicht oberhalb der sklerotisierten Trennungsschicht fehlt, sondern auch die zwischen beiden Schichten befindlichen zarten, zahnförmigen Zellen, welche für den Nadelfall besonders große Bedeutung zu haben scheinen, daß also auch der Nadelfall von *Larix* dem von *Picea* kaum an die Seite gestellt werden kann.

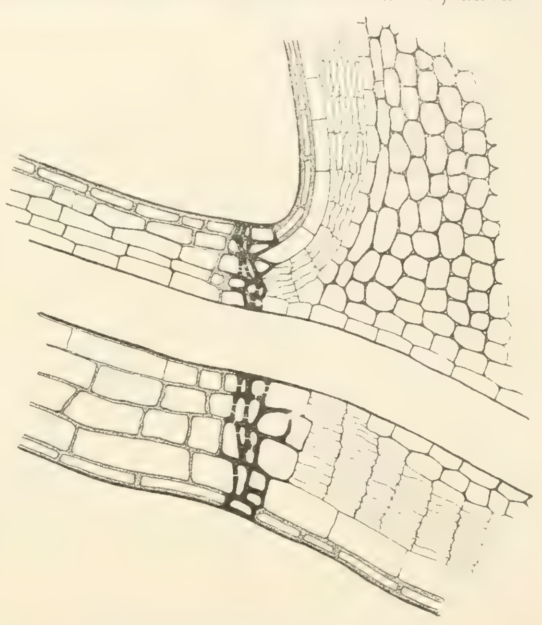


Fig. 16. *Larix europaea.*
Primärnadel. Zustand in der grünen, noch nicht dem Abfall geweihten Nadel. Das subepidermale Periderm dringt nahe der Trennungsschicht bis an den Zentralstrang vor. Vergr. 105.

In der Tat haften die Nadeln der Lärchen (Lang-, noch besser Kurztriebe) beträchtlich besser als die der *Picea*-Arten (vgl. Herbarmaterial). Die Gattung *Cedrus*, deren Nadeln ähnlich leicht abfallen wie Fichtennadeln, besitzt zwar auch keine hyaline Schicht, wohl aber, wie oben ausgeführt wurde, eine Schicht äußerst zartwandiger Zellen oberhalb der eigentlichen Trennungsschicht.

Andererseits hat die wiederholte Untersuchung von Lärchennadeln bei Beginn des Abfalles (August 1914) ergeben, daß die Maysche Darstellung zu Recht besteht, d. h., daß noch vor dem Abfall ein zweites, im Nadelkissen verlaufendes Periderm entsteht[1]).

1) Nach Behrens (a. a. O.) entstünde dieses zweite Periderm erst im Frühjahr nach dem Nadelfall.

Die Ablösung der Nadeln selbst erfolgt dann allerdings längs der vorgebildeten Trennungsschicht[1]).

Ob der weiterhin bestehende Unterschied zwischen *Cedrus* und *Larix*, daß bei letzterer Gattung das bald nach der Ausbildung des Blattes entstehende Periderm (des Polsters) sich bis an das Gefäßbündel unmittelbar unter die Trennungsschicht erstreckt (Fig. 16), während bei *Cedrus* ein den Zentralstrang umhüllender Grundgewebezylinder erhalten bleibt (Fig. 15), zu dem verschiedenen Verhalten der beiden Gattungen hinsichtlich des Blattfalles in irgend einer Beziehung steht, muß dahingestellt bleiben.

Dagegen bereitet das abweichende Verhalten der Lärchenprimärnadeln, die bekanntlich überwintern und erst im Laufe des zweiten Jahres abfallen, der Erklärung keine Schwierigkeiten. Der anatomische Bau dieser Primärnadelu stimmt vollkommen überein mit demjenigen der später entstehenden sommergrünen Langtriebnadeln; aber das zweite — offenbar den Abfall bewirkende — Periderm entsteht hier eben verspätet, d. h. im Laufe des zweiten Jahres.

So dürfte also der normale Nadelfall bei *Cedrus* hauptsächlich durch den Antagonismus zweier Zellschichten, der von *Larix* durch die Bildung des zweiten Periderms bestimmt werden. Nur beim vorzeitigen Nadelfall, z. B. nach dem Zustutzen der Nadelspreiten der Lärche, kommt Ablösung der Nadeln, ohne vorherige Bildung eines zweiten Periderms, längs der Trennungsschicht zustande, ebenso — wie selbstverständlich — an abgeschnittenen und vertrocknenden Sprossen.

Demnach wären bei der Lärche strenggenommen, zwei Arten von Nadelfall zu unterscheinen, nämlich ein solcher, der durch Peridermbildung veranlaßt wird und ein solcher, der auch ohne Korkbildung vor sich geht.

Dem durch *Larix* vertretenen Typus schließt sich die Gattung *Pseudolarix*, deren Nadeln gleichfalls sommergrün sind, im großen und ganzen an.

Als auffallende anatomische Unterschiede können folgende erwähnt werden: An die Trennungsschicht schließt sich nach unten eine Reihe von verdickten, deutlich getüpfelten Zellen an; nach

1) In den Zellen zwischen der ersten und zweiten Korkschicht entstehen jetzt nekrotische Massen von bräunlicher Färbung.

oben grenzen an die Trennungsschicht sehr zartwandige Zellen, sowie ein das Gefäßbündel umhüllender Hohlzylinder von langgestreckten, getüpfelten, stark verdickten Zellen (Fig. 17).

Das bald nach der Ausbildung der Nadel[1]) entstehende primäre Periderm erstreckt sich aber bei *Pseudolarix* nicht bis an die Trennungsschicht, im Gegensatz zu *Larix* wo es sich bis an die Trennungsplatte fortsetzt (s. o.).

Aber auch bei *Pseudolarix* wird der Nadelfall — wie bei *Larix* — durch ein unter dem primären Periderm auftretendes

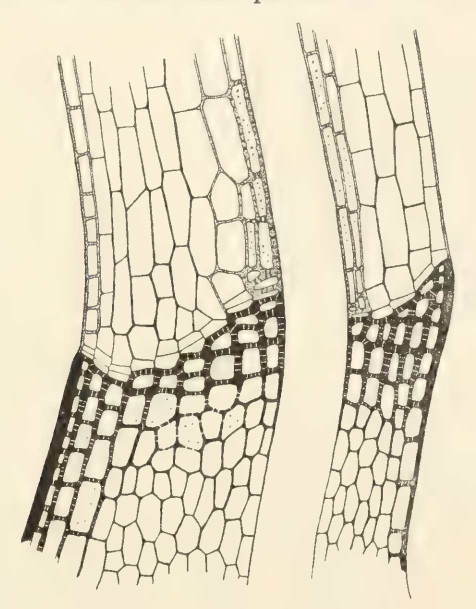


Fig. 17. *Pseudolarix Kämpferi.*
Junge Nadel mit fertig ausgebildeter Trennungsschicht. Korkgewebe im Blattpolster noch nicht ausgebildet. Vergr. 100.

neues Phellogen eingeleitet, welches einen Teil des Polsters samt dem Gefäßbündel abschnürt. (Diese beiden Korkgewebe sind in der beigegebenen Figur nicht dargestellt.)

Pinus. Wie die verwandten Gattungen *Larix* und *Pseudolarix* nehmen auch die *Pinus*-Arten unter den Abietaceen eine Sonderstellung ein. Denn auch hier erfolgt die Ablösung durch Peridermbildung, allerdings bei den Primärnadeln und Kurztriebnadeln in verschiedener Weise.

---

1) Wenn auch etwas später als bei *Larix*.

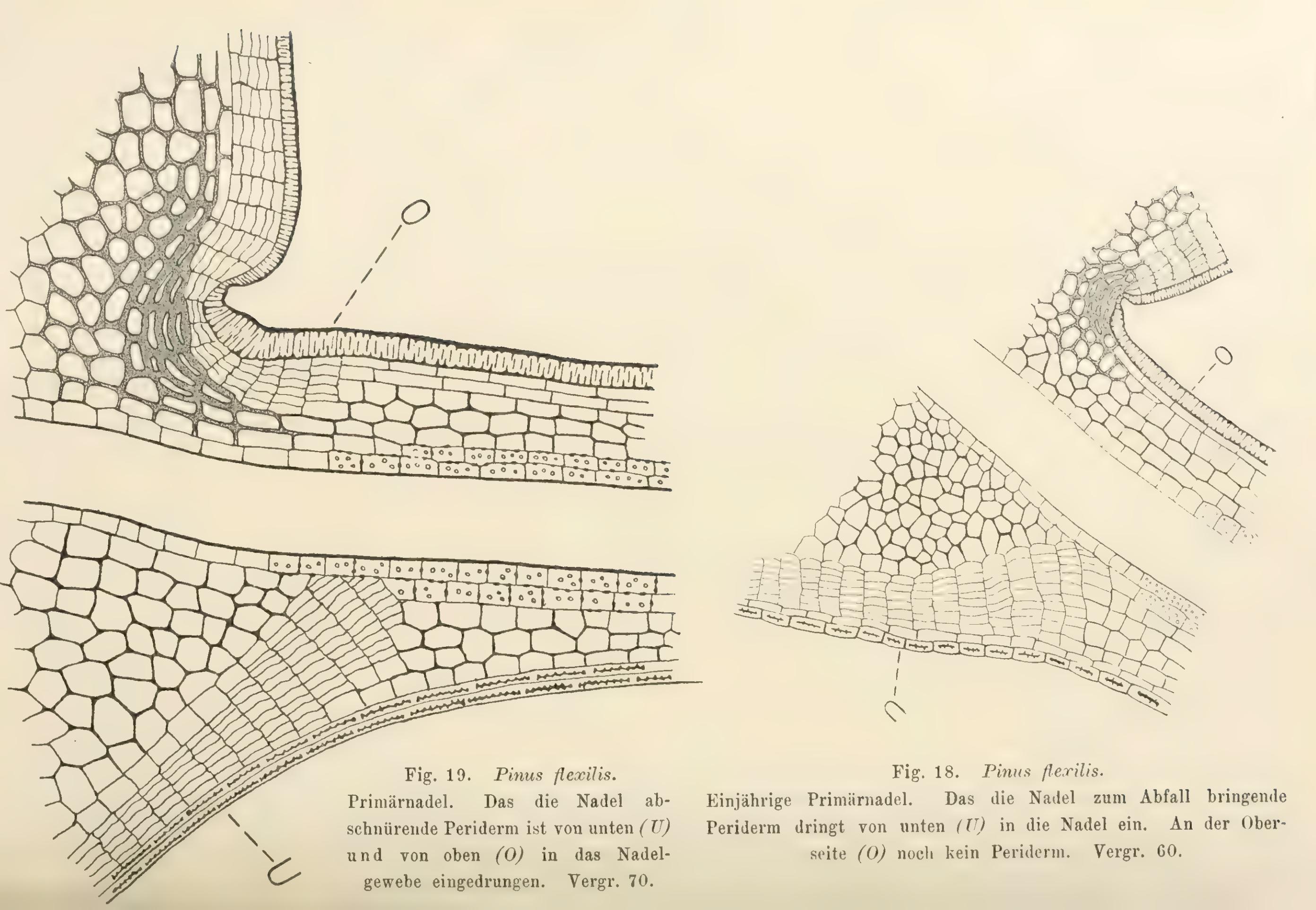


Fig. 19. *Pinus flexilis.*
Primärnadel. Das die Nadel abschnürende Periderm ist von unten (*U*) und von oben (*O*) in das Nadelgewebe eingedrungen. Vergr. 70.

Fig. 18. *Pinus flexilis.*
Einjährige Primärnadel. Das die Nadel zum Abfall bringende Periderm dringt von unten (*U*) in die Nadel ein. An der Oberseite (*O*) noch kein Periderm. Vergr. 60.

Nur für letztere hat Behrens den Modus des Nadelfalles beschrieben, von ersteren spricht er nicht.

Die Ablösung der Primärnadeln wurde bei *Pinus flexilis*[1]) untersucht. Sie erfolgt in der Weise, daß das von unten nach oben fortschreitende Periderm der Achse sich zunächst in die Unterseite der Nadel fortsetzt (Fig. 18). In dem Maß, als sich das Achsenperiderm weiter gegen die Sproßspitze hin entwickelt, dringt dann auch von oben Periderm in die Nadel vor (Fig. 19). Schließlich vereinigen sich die beiden Korkgewebe in der Nadel und es kommt zur Abtrennung derselben.

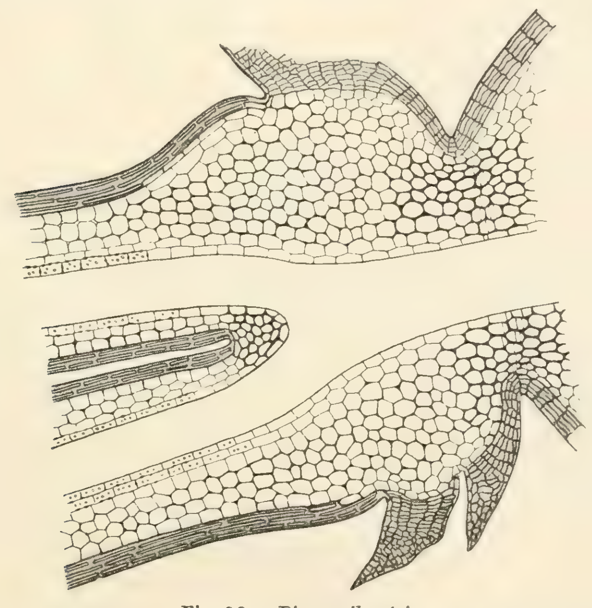


Fig. 20. *Pinus silvestris*.
Kurztrieb. Abtrennung durch eine schmale Zone dünnwandiger Korkzellen an der verjüngten Insertionsstelle. Vergr. 40.

Der Abwurf der Kurztriebe ist von Behrens bei *P. strobus* und von Höhnel (1878) bei *P. Laricio*, *P. silvestris* und *P. pumilio* untersucht worden. Beide Autoren fanden als Ursache der Ablösung in allen Fällen die Entstehung einer schmalen, dünnwandigen Korkschicht, genau an der Grenze von Kurz- und Langtrieb.

Wir haben dem nichts hinzuzufügen, geben aber der Vollständigkeit halber eine bildliche Darstellung des Vorganges (Fig. 20).

1) Diese Art eignet sich hierfür besonders gut, weil sie sehr lang Primärnadeln entwickelt.

3. Die Vernarbung.

Ergänzend sei mit einigen Worten der Vorgang des Wundschlusses an den Blattnarben gestreift. Derselbe erfolgt bei den Koniferen ebenso wie bei den Dikotylen durch Peridermbildung. Staby (1886) sagt hierüber: „Die Art und Weise den Blattnarben nach dem Abfall der Blätter den nötigen Verschluß zu geben, ist bei den Cycadeen, Koniferen und Dikotylen gleich . . . . ."

Nach unseren Beobachtungen erfolgt bei *Picea*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Pseudotsuga* Peridermbildung schon bald (meist 2—6 Wochen) nach dem Nadelfall.

In einigen Fällen, z. B. bei *Taxus*, konnte schon nach 10 Tagen der Beginn der Peridermentwicklung beobachtet werden. Das zugehörige Kambium entstand regelmäßig in der 3.—4. Zellreihe unter der Narbenoberfläche; zum Schluß wird, wie schon Behrens bemerkt, auch dieses Gewebe durch den Korkmantel der Achse abgetrennt.

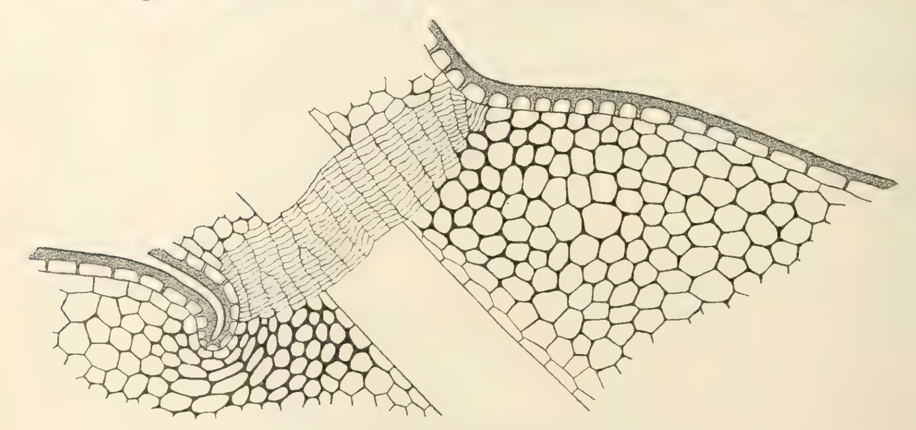


Fig. 21. *Taxus baccata*.
Wundkorkbildung an der Nadelnarbe, 14 Tage nach der Abtrennung der Nadel. Vergr. 75.

Etwas abweichend verläuft die Wundkorkbildung bei *Pseudotsuga*. Das Kambium dringt von den Narbenrändern schief nach innen vor, so daß ein kegelförmiger Ausschnitt entsteht, dessen Spitze die Stelle bildet, an der das Gefäßbündel vom Korkgewebe abgeschnürt wird (ca. $^1/_3$—$^1/_2$ mm von der Narbe entfernt).

In diesem wie in den ähnlichen Fällen von *Picea*, *Abies* usw. schließt das Vernarbungsperiderm an das vorhandene Achsenperiderm an.

Bemerkenswert ist auch das Verhalten der Nadeln nach Verwundung durch Abschneiden eines Teiles der Spreite. Der Wundschluß erfolgt durch Ausscheidung von Wundgummi und durch Wundkork, letzteres namentlich nur bei hoher Luftfeuchtigkeit. Während der Winterruhe unterbleibt die Wundkorkbildung ganz, die Wundgummiausscheidung ist spärlich.

Der Wundkork an den Nadeln der Eibe entsteht nicht wie sonst an Blättern in Form von Kallus (s. Küster, Pathol. Anatomie, 1903), sondern etwas unterhalb der Wunde als Phellogen, das nach außen Korkzellen bildet (Fig. 21).

Zusammenfassung des I. Kapitels.

In weitaus den meisten Fällen wird der Nadelfall durch Wasserverlust — sei es infolge direkter äußerer Einflüsse, sei es infolge von Altersschwäche — veranlaßt.

In einzelnen Fällen sind besondere Faktoren wirksam, z. B. Mazeration (bei *Pseudotsuga*), in anderen Fällen unterbleibt der Nadelfall ganz, mangels einer Trennungsschicht (Eibe z. T.), oder wenn das Gewebe des Blattpolsters und der Nadelbasis infolge Vertrocknung gleichmäßig schwinden *(Abies)*.

Eine Trennungsschicht wird entweder nachträglich angelegt *(Taxus)* oder schon bei der Entwicklung der Nadeln (die meisten Abietaceen, außer *Pinus*). Am vollkommensten ist die Einrichtung des Nadelabwurfs bei *Picea;* etwas einfacher bei *Cedrus* und *Tsuga*. *Abies* und *Keteleeria* haben eine Trennungsschicht, deren Zellen reich sind an Luft und Kalziumoxalat.

Bei *Pseudotsuga* ist die Trennungsschicht unterbrochen. Bei *Larix* und *Pseudolarix* erfolgt der Nadelfall durch ein sekundär entstehendes zweites Hypoderm, aber entlang der Trennungsschicht. Bei allen übrigen Nadelhölzern (Taxodiaceen, Cupressaceen usw., sowie bei *Pinus*) wird ein Periderm zur Abstoßung der Nadeln angelegt.

II. Kapitel.

Die Frosttrocknis (oder Frostschütte) der Fichte (und anderer Nadelhölzer).

Es ist oben davon die Rede gewesen, daß einer der vorbereitenden bezw. auslösenden Faktoren des Nadelfalles der Frost sein kann: Frostlaubfall.

Wiesner, der die Bezeichnung Frostlaubfall geprägt hat (1905), denkt allerdings hauptsächlich an verfrühten herbstlichen Laubfall infolge von Frühfrost und behandelt vorwiegend den Frostlaubfall der Laubhölzer.

Weit häufiger aber als bei Laubhölzern und als im Spätherbst macht sich der Frostlaubfall geltend an vielen Nadelhölzern und in der Zeit der frühjährlichen Kälterückschläge, also bei Spätfrösten.

Man bezeichnet diesen Vorgang gern auch — wegen der Massenhaftigkeit der abgeworfenen Nadeln — als Schütte (Frostschütte) oder auch, weil die betreffenden Organe den Eindruck der Vertrocknung machen, als: Frosttrocknis.

Dabei ist zu beachten, daß sehr ähnliche Erscheinungen auch durch Pilze — *Lophodermium*-Arten — veranlaßt werden. Von diesen letzteren soll hier natürlich nicht die Rede sein. Vielmehr wird uns im folgenden nur jener Vorgang beschäftigen, für welchen Parasiten nicht verantwortlich zu machen sind.

Die Ansichten über die Ursachen der Frostschütte (Frosttrocknis) sind zurzeit nicht geklärt. Der Name drückt allerdings ohne weiteres aus, daß Frost in irgend einer Weise daran beteiligt sei.

Wie aber im einzelnen der ganze Vorgang sich abspielt, das ist keineswegs sicher entschieden. Es sind verschiedene Versuche zur Erklärung dieses Phänomens gemacht worden.

Die am meisten in Aufnahme gekommene Deutung stammt von Ebermayer (1873). Sie geht im wesentlichen dahin, daß im ersten Frühjahr, wenn der Boden noch gefroren ist, die oberirdischen Organe (Nadeln) aber schon einer sehr starken Insolation unterliegen, ein Mißverhältnis zwischen Wasseraufnahme und Wasserabgabe entsteht, welches schließlich zu einer Vertrocknung der Nadeln führt. Die im gefrorenen Boden befindlichen Wurzeln sind noch nicht fähig Wasser aufzunehmen, während in den Nadeln — unter dem Einfluß starker Insolation — eine der-

artige Verdunstung stattfindet, daß die letzteren erkranken und absterben[1]).

Die Ebermayersche Hypothese klingt namentlich überzeugend für den Fall, daß an mehrjährigen Trieben gerade die jüngsten, d. h. einmal überwinterten Nadeln absterben, die ein Jahr älteren nahezu gesund und die noch älteren vollkommen gesund bleiben. Man könnte sich vorstellen, daß die Nadeln um so mehr der Vertrocknung (bei gefrorenem Boden) ausgesetzt seien, je jünger sie sind.

Gegen die von Ebermayer vertretene Auffassung, die vieles für sich hat[2]), wandte sich H. Mayr (1909) mit einer anderen Erklärung, deren Kernpunkt ist, daß infolge von Kältestarre die Chlorophyllkörper nicht die Schutzstellung annehmen können und daher durch Insolation getötet werden[3]).

Die Mayrsche Hypothese[4]) klingt a priori wenig überzeugend, insbesondere wenn es sich darum handelt, zu erklären, warum — wie oben ausgeführt wurde — die jüngeren Nadeln häufiger und leichter der Frosttrocknis erliegen als die älteren (des gleichen Triebes).

Eine experimentelle Prüfung hat die Frage der Nadelschütte der Koniferen vor kurzem von Hausrath (1913) erfahren; allerdings kann dabei höchstens von einem orientierenden Versuch, nicht aber von einer entscheidenden Untersuchung die Rede sein.

---

1) In ähnlicher Weise wird die in Nordamerika häufig auftretende frühjährliche Blattdürre der Koniferen zu erklären gesucht (s. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 1908).

2) Mit Recht wandte allerdings schon Holzner (1877) dagegen ein, daß, wenn es sich um eine einfache Vertrocknung der Kiefernnadeln handelte, nicht einzusehen ist, wie die Rötung in so kurzer Zeit (oft nach 2—3 Tagen) zustande kommen kann. Holzner hält daher eine direkte Frostwirkung, d. h. plötzlichen Frosttod, für die Ursache der — nicht parasitären — Nadelschütte, eine Auffassung, welche durch den Erfolg unserer Versuche sehr gestützt wird.

3) Daß Chlorophyllkörper durch eine supramaximale Lichtintensität getötet werden können, ist zweifellos. Allem Anschein nach ist das Chlorophyll in dieser Hinsicht sogar weit empfindlicher als das übrige Zellplasma (vgl. Pringsheim, 1879).

Ob aber in den überaus derben, mit einer dicken Epidermis und Cuticula versehenen Nadeln der Fichte jemals eine derartig intensive Lichtwirkung zustande kommen kann, daß die Chloroplasten geschädigt oder gar getötet werden — selbst wenn sie zufällig die Flächenstellung einnehmen —, kann als fraglich gelten.

4) An einer anderen (älteren) Stelle (1903) vertritt Mayr allerdings die Ansicht, „daß es weder eine Frost- noch eine Vertrocknungsschütte gebe", sondern alle Schütteerkrankungen — wenigstens bei der Kiefer — auf Pilzinfektion zurückzuführen seien. Mit dieser Auffassung wird Mayr wohl nicht viel Beifall finden.

Hausrath stellte sich die Aufgabe, zu ermitteln, welcher von den beiden oben genannten Erklärungsversuchen — der Ebermayersche oder der Mayrsche — mehr Anspruch auf Glaubwürdigkeit habe.

Der Versuch wurde in der Weise angestellt, daß eingetopfte Fichten (dreijährig) und Kiefern (einjährig) durch starke Belichtung in den Zustand der Profilstellung der Chlorophyllkörner gebracht worden (so daß die von Mayr ins Auge gefaßte Tötung der Chlorophyllkörner überhaupt nicht eintreten konnte), dann die Pflanzen in Gefrierkisten versetzt und schließlich der Zimmertemperatur (16° C) ausgesetzt wurden. Kontrollpflanzen (Fichte und Kiefer) befanden sich unter gleichen Verhältnissen, nur daß der Boden nicht gefroren und überdies regelmäßig bewässert wurde. Der Erfolg war ungleich. Während die Fichten keinerlei Schädigung erkennen ließen, trat an der in der Gefrierkiste befindlichen Kiefer Frostschütte ein, wohingegen die Kontrollkiefer gesund blieb.

Es wäre gewagt, aus diesen wenigen und nicht genügend lang ausgedehnten Versuchen allgemeine Schlüsse zu ziehen.

Für die Fichte, mit welcher wir uns hauptsächlich beschäftigt haben, können wir den Befund Hausraths nur bestätigen, wie aus folgendem hervorgeht.

Eigene Versuche,
die Frosttrocknis bei der Fichte künstlich zu erzeugen.

Es wurde dabei zuerst versucht, die Frosttrocknis nach den von Ebermayer bezw. Mayr gegebenen Erklärungsweisen zu bewirken.

1. Verdunstung der Triebe bei gefrorenem Boden.

Im gut geheizten Vegetationshaus wurden Fichtentopfpflanzen mit dem Topf in eine Kältemischung gesetzt, während gleichzeitig die Luft des Versuchshauses durch Ventilatoren andauernd in Bewegung gehalten wurde. Dieser Versuch wurde tage-, z. T. sogar wochenlang fortgesetzt, ohne jeglichen Erfolg. Trotzdem daß im Boden andauernd sehr niedrige Temperatur herrschte (zeitweise mehrere Grade unter 0, bis höchstens + 1° C), trat keine Nadelschütte ein[1]).

1) Bei einem anderen Versuch, der gleichfalls vollkommen ergebnislos verlief, wurde durch ein mit gespannten Wasserdämpfen gefülltes Röhrensystem eine starke Er-

Es wurden dann neue Versuche in folgender Modifikation angestellt:

Die Versuchspflanzen befanden sich wieder in Gefrierkisten (bei 2—3° Kälte), während auf die oberirdischen Organe mittels des Föhnapparates ein warmer Luftstrom gelenkt wurde. Wenn die Temperatur unter 35° blieb, trat kein Absterben der Nadeln ein. Bei höherer Temperatur allerdings (40—50° C) wurde Absterben der Nadeln beobachtet — aber offenbar infolge supramaximaler Erwärmung. Denn Kontrollfichten, d. h. Pflanzen, deren Wurzelsystem nicht gefroren war, sondern Zimmertemperatur hatte und begossen wurde, zeigten die auf Tötung hinweisende Nadelverfärbung bei der gleichen Temperatur.

Demnach dürfte die Ebermayersche Erklärung der Nadelschütte nicht oder nur in extremen Fällen zutreffen.

Eigentlich war uns dieses Resultat nicht überraschend. Die Voraussetzung für die Richtigkeit der Ebermayerschen Hypothese ist — wie oben ausgeführt wurde —, daß an einem mehrere Nadeljahrgänge umfassenden Trieb die jüngsten, d. h. einmal überwinterten Nadeln bei Wassernot schneller austrocknen als die älteren.

Dies ist aber nicht der Fall. Wie in einer früheren im hiesigen Institut ausgeführten Arbeit (1914) dargelegt wurde, ist bei Wassernot die Wasserabgabe um so geringer, je jünger eine Fichtennadel ist.

Um dies durch einige Zahlen zu belegen, seien jener Arbeit folgende Angaben entnommen. (Die Wasserabgabe ist dabei nicht auf das Gewicht der Zweige bezogen, sondern auf das in denselben überhaupt enthaltene Wasser, d. h. von dem vorhandenen Wassergehalt sind in bestimmten Zeiten so und so viel Gramm Wasser abgegeben worden; diese Zahl wurde als spezifische Transpiration bezeichnet. Über die Methode, die bei der Ermittelung dieser Zahlen verfolgt wurde, siehe die zitierte Abbandlung.)

Fichte (21. XII. 1911).	Triebe mit 1 jährigen	Triebe mit 2 jährigen Nadeln
Spezifische Transpiration		
nach 24 Stunden . . .	8,73 %	11,27 %
„ 48 „ . . .	12,02 „	17,56 „

wärmung der die oberirdischen Teile umgebenden Luft erzielt. Allerdings krankte dieser Versuch auch daran, daß das Wurzelsystem nur schwer auf tiefer Temperatur zu halten war.

Fichte (11. I. 1912).	Triebe mit 1 jährigen	2 jährigen	3 jähr. Nadeln
Spezifische Transpiration nach 24 Stunden . . .	9,45 %	11,68 %	12,84 %
„ 48 „ . . .	12,93 „	16,27 „	17,58 „

Ähnliche Unterschiede (in der spezifischen Transpiration) wurden für die verschiedenen Nadeljahrgänge bei der Tanne, Eibe, Kiefer und anderen Nadelhölzern gefunden.

Die Erklärung für diese auf den ersten Blick etwas überraschende Tatsache, daß die älteren (meist derberen) Nadeln mehr Wasser verlieren sollen als die jüngeren, etwas zarteren, ist einfach in der geringeren Beweglichkeit des Spaltöffnungsapparates der älteren Nadeln zu suchen.

Mit Hilfe der Evakuation-Infiltrationsmethode (Neger, 1912) läßt sich nämlich leicht nachweisen, daß die Beweglichkeit der Stomata mit zunehmendem Nadelalter abnimmt, d. h. ein vollkommener Spaltöffnungsschluß findet bei Wassermangel nur an den jüngsten Nadeln (der Tanne, Fichte, Eibe) statt, während ältere Nadeln bei Wassernot ihre Stomata nicht mehr vollkommen schließen können.

Aus alledem geht hervor, daß die Ebermayersche Hypothese der Frostschütte für den speziellen Fall, in welchem die jüngsten (einjährigen) Nadeln vertrocknen, während die älteren grün bleiben, der physiologisch-anatomischen Grundlage entbehrt, und wir dürfen uns nicht wundern, wenn diesbezügliche Versuche, die Frostschütte nach Ebermayer künstlich zu erzeugen, erfolglos bleiben.

2. Versuche, die Frostschütte entsprechend der Mayrschen Hypothese (s. o.) künstlich hervorzurufen.

Auch hier wurde hauptsächlich mit Fichte operiert. Eingetopfte Pflanzen wurden einige Wochen in einem mäßig kühlen Raum bei gedämpfter Beleuchtung gehalten, damit die Chlorophyllkörner die Schattenstellung annehmen. Hierauf wurden sie bei tiefer Wintertemperatur ins Freie gestellt und zwar so, daß sie niemals von direktem Sonnenlicht getroffen werden konnten. Nachdem so die Kältestarre erreicht war, wurden die Pflanzen an einem klaren, verhältnismäßig warmen Wintertag den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt.

In keinem einzigen Fall trat die für Frosttrocknis charakteristische Erscheinung des Absterbens der jüngeren Nadeljahrgänge ein, was ja auch a priori kaum zu erwarten war (s. o.). Dieselben blieben ebenso gesund und grün wie die älteren.

Es kann somit die Mayrsche Hypothese über das Zustandekommen der Frosttrocknis als nicht zutreffend bezeichnet werden.

3. Tatsächliche Ursache der Frostschütte.

Den ersten Anlaß zur Ermittelung der wahren Ursache der Frostschütte gab eine Beobachtung, die früher im Rauchversuchhaus zu Tharandt gemacht worden war. Im Frühjahr 1913 wurden Fichten (in Töpfen) ins geheizte Zimmer gebracht und dann, wenn sich das Leben in den Trieben eben zu regen begann, einer sehr verdünnten Atmosphäre von SO_2 ausgesetzt.

Es zeigte sich nun, daß nur die jüngsten Nadeljahrgänge durch SO_2 geschädigt wurden, während die älteren durchaus gesund blieben. Ausgehend von der Erkenntnis, daß die schwefelige Säure auf ruhende Organe weit geringeren schädlichen Einfluß hat, als auf in Assimilationstätigkeit befindliche[1]) (vgl. die a. a. O. beschriebenen Versuche mit *Elodea canadensis*), dürfte obiger Befund so gedeutet werden, daß die jüngeren Nadeljahrgänge früher zur Lebenstätigkeit erwachen und eben deshalb gegen SO_2 empfindlicher seien als die älteren.

Wenn dies wirklich zutrifft, so mußte auch anderen lebensfeindlichen Faktoren gegenüber ein ähnlich verschiedenes Verhalten nachzuweisen sein.

Es wurden daher abgeschnittene, aber noch nicht ausgetriebene Zweige von Fichten, welche den Zustand des Erwachens zur Vegetation dadurch dokumentierten, daß einzelne Knospen schon ausschlugen, einer Kältemischung von — (8—10°) C mehrere Tage lang ausgesetzt.

Nach dem Herausnehmen der Zweige wurden die einzelnen Nadeljahrgänge mittels Plasmolyse untersucht und gefunden, daß die Schädigung durch Frost am intensivsten war bei den jüngsten, d. h. einmal überwinterten Nadeln, während mit zunehmendem Alter ein immer geringerer Grad von Störung der Lebensfähigkeit nachzuweisen war.

---

1) Daß also die schwefelige Säure gewissermaßen ein überaus empfindliches Reagens auf Assimilationstätigkeit darstellt.

Wenn die so behandelten Zweige nun dem Licht ausgesetzt wurden, dann färbte sich der jüngste Nadeljahrgang fuchsrot, die zweijährigen Nadeln nahmen eine bräunliche Farbe an, während die noch älteren Nadeln grün blieben.

Es war somit auf künstlichem Wege das gleiche erreicht worden, was bei der sog. Frostschütte regelmäßig auftritt, nämlich



Fig. 22.
Fichtenzweig, im Mai 1914 (vor dem Austreiben) einer Kältemischung von — 8—19° C ausgesetzt. Die Nadeln von 1913 größtenteils erfroren, weniger die von 1912, am wenigsten die von 1911.

eine Tötung der jüngsten (einmal überwinterten) Nadeln, bei geringer oder ausbleibender Schädigung der älteren.

Da sich dieser Unterschied direkt nur mittels Farbenphotographie zum Ausdruck bringen ließe, so wurde so lange gewartet, bis die abgestorbenen Nadeln zum Abfallen reif waren, und dann der betreffende Zweig mittels gewöhnlicher Photographie zur Anschauung gebracht (Fig. 22).

Was sich aus diesen Versuchen, die mit gleichem Erfolg mehrfach wiederholt wurden, mit einiger Sicherheit ergibt, ist folgendes:

1. Das Erwachen zur Lebenstätigkeit erfolgt in den einzelnen Nadeljahrgängen verschieden früh, zuerst in den vorjährigen Nadeln, dann in den 2-, 3- usw., n-jährigen Nadeln. Dementsprechend werden durch Spätfröste am intensivsten die jüngeren Nadeljahrgänge, weniger oder gar nicht die — noch nicht erwachten — älteren geschädigt.
2. Die Erscheinung der Frostschütte ist keine Folge von übermäßiger Verdunstung der jüngsten Nadeln — bei gefrorenem Boden —, auch nicht die Folge der Tötung von Chlorophyll durch zu intensives Licht — bei Unfähigkeit die Profilstellung anzunehmen —, sondern eine besondere Form von Spätfrostwirkung, die sich vorwiegend (zuweilen sogar ausschließlich) auf die jüngeren Nadeljahrgänge erstreckt[1]).

Es ist hier der Platz, einer Untersuchung zu gedenken, die vor kurzem von Winkler (1913) im Pfefferschen Laboratorium ausgeführt worden ist.

In dieser Arbeit versucht der Verfasser — ebenso wie wir — die Widerstandsfähigkeit der einzelnen Nadeljahrgänge gegen Frost zu ermitteln. Merkwürdigerweise kommt er zu Resultaten, die unter sich sehr wenig Übereinstimmung zeigen. So findet Winkler bei seinem Versuch vom 20. Juni, daß die einjährigen (d. h. neugebildeten) Nadeln von *Pinus pumilio*, *P. laricio* und *Picea pungens* bei — 4° C getötet werden, während in dem 6 Tage später angestellten Versuch (26. Juni) die neugebildeten Nadeln der drei genannten Holzarten bei einer Temperatur von — 6° C lebend geblieben sein sollen, die 3jährigen Nadeln aber getötet worden wären.

Unter Nichtberücksichtigung der Resultate des Versuches vom 20. Juni zieht Winkler dann aus dem Versuch vom 26. Juni den Schluß, daß einjährige (d. h. dies-

---

1) Unter dieser Voraussetzung wird auch das lokale und zeitliche Auftreten der Frostschütte der Nadelhölzer (bes. Fichte) durchaus verständlich.

Bekanntlich sind es namentlich Süd- und Westlagen, an welchen die Nadelschütte beobachtet wird, fast niemals Nordlagen. Ferner zeigt sich die Erscheinung am stärksten in trockenen Frühjahren, wenn März und April durch helle, warme Tage und darauffolgende kalte Nächte ausgezeichnet sind.

Unter diesen örtlichen und jahreszeitlichen Verhältnissen erwachen die jüngsten Jahrestriebe schneller zur Lebenstätigkeit als die älteren, die länger in der Winterruhe verharren. Die erste Frostnacht schädigt dann nur die jüngsten, läßt dagegen die älteren Nadeln unberührt.

Die scharfe Scheidung zwischen getöteten und lebend gebliebenen Jahrestrieben, wie sie häufig zu beobachten ist, kann auf andere als die angegebene Weise kaum erklärt werden.

jährige) Nadeln von Bergkiefer, Schwarzkiefer und Stechfichte kälteresistenter seien als mehrjährige. Zwischen den einzelnen Jahrgängen der überwinterten Nadeln, d. h. zwischen vorjährigen und noch älteren Jahrgängen fand Winkler überhaupt keinen Unterschied[1]).

Die Resultate Winklers sind nicht entscheidend. Abgesehen davon, daß sie durch den Mangel an Übereinstimmung untereinander mit Mißtrauen erfüllen müssen, stehen sie z. T. in direktem Gegensatz mit unseren Erfahrungen.

Auch bei einigen unserer Versuche war ein Teil der Fichtentriebe schon ausgeschlagen und deutlich zeigte sich, daß die jüngsten, d. h. diesjährigen, Nadeln durch den Frost stark beschädigt waren, desgleichen die Nadeln des vorigen Jahrgangs, die älteren aber um so weniger, je höheres Alter sie hatten.

Von den diesjährigen Trieben (Maitrieben) waren am wenigsten jene beschädigt, welche noch fast in der Knospe steckten oder wenigstens nur wenig weit ausgetrieben hatten, während diejenigen, welche schon eine beträchtliche Länge erreicht hatten, ausnahmslos getötet waren.

Wir können deshalb die Ansicht Winklers, nach welcher die jüngeren Blätter der Immergrünen kälteresistenter seien als die älteren, in keiner Weise teilen.

Dies ist auch schon insofern unwahrscheinlich, als die Kälteresistenz mit dem Wassergehalt in einer gewissen Beziehung stehen dürfte, derart, daß die wasserärmsten Organe auch die kälteresistentesten sind.

Der Wassergehalt der Koniferennadeln nimmt aber mit dem Alter ab[2]). So ergaben eine Reihe von zu verschiedenen Jahreszeiten angestellten Wasserbestimmungen folgende Werte:

Fichte (I, 1912). Mittelwerte aus zwei Versuchsreihen:

1jährig	57,0 %,
2jährig	55,22 „
3jährig	53,8 „

Tanne (I, 1912). Desgl.:

2jährig	56,92 %,
3jährig	56,17 „
4—5jährig	55,29 „

1) Nur in dem Versuch Tab. XI (2. März) werden Unterschiede im Verhalten der einzelnen Nadeljahrgänge (von mehr als 1 Jahr) festgestellt. Indessen sind die Ergebnisse dieses Versuches wenig geeignet, um daraus allgemeine Schlüsse ziehen zu lassen, indem bald die älteren, z. B. dreijährigen (*Pinus*-Arten), bald die jüngeren (*Torreya, Taxus*) Nadeln größere Frosthärte an den Tag legten.

2) Vgl. auch die Ausführungen Wiesners (1905) u. a. hierüber.

Eibe (I, 1912). Mittelwerte aus drei Versuchsreihen:

1jährig	62,2 %,
2jährig	61,28 „

Kiefer (XI, 1911) Desgl.:

1jährig	57,44 %,
2jährig	57,02 „

Ähnliche Unterschiede wurden für verschiedenalterige Blätter immergrüner Laubbäume gefunden (z. B. *Ilex aquifolium*). Mittelwerte aus zwei Versuchsreihen:

1jährig	60,0 %,
2jährig	58,4 „

Es ist aber klar, daß die Konzentration des Zellsaftes um so größer sein wird, je wasserärmer die betreffenden Organe sind. Demnach muß die Konzentration des Zellsaftes in älteren Nadeln größer sein als in jüngeren[1]) — abgesehen davon, daß die ersteren auch absolut reicher sind an Salzen — und dementsprechend sind erstere bei gleichen Kältegraden weniger gefährdet (durch Eisbildung im Innern der Zellen) als letztere.

Nach den neuesten Untersuchungen von Maximow (1914) darf ja wohl als sicher angenommen werden, daß die Pflanze nicht von der niedrigen Temperatur an sich — nicht vom spezifischen Temperaturminimum — abgetötet wird, sondern von den physikochemischen Veränderungen, welche im Plasma unter dem Einfluß des sich bildenden Eises eintreten, indem letzteres nicht nur eine wasserentziehende, sondern auch eine mechanisch-koagulierende Wirkung auf die Plasmakolloide ausübt.

Die Rotfärbung der Koniferennadeln.

Nachdem so festgestellt war, daß die einzelnen Nadeljahrgänge — namentlich in der Zeit des Erwachens zur Lebenstätigkeit — einen verschiedenen Grad von Empfindlichkeit gegenüber der Abkühlung unter 0° zeigen, wurde noch untersucht, auf welche Faktoren die eigentümliche fuchsrote Färbung zurückzuführen sei, welche unter Umständen bei verschiedenen Nadelhölzern auftritt.

---

1) Solange noch keine Rückwanderung der Salze aus den Nadeln in die Achse stattgefunden hat.

Der Umstand, daß sich dieselbe nicht immer, sondern nur unter ganz bestimmten Verhältnissen einstellt, ließ die Vermutung aufkommen, daß jene Färbung von der Art der Todesursache abhänge.

Besonders auffallend und häufig wird sie (außer bei Frosttrocknis) auch bei der Einwirkung heißer Luft auf die Fichten bezw. Tannennadeln — z. B. in der Nähe von Lagerfeuern im Wald — beobachtet.

Alle Versuche, die intensive Nadelrötung mit bestimmten Todesursachen in Beziehung zu bringen, erwiesen sich als trügerisch. Sie kann nämlich nach jeder beliebigen Todesursache eintreten, vorausgesetzt, daß folgende Bedingungen verwirklicht sind:

Intensive Lichtwirkung.

Anwesenheit von Wasser und Sauerstoff.

Die Nadelrötung ist ein postmortaler Vorgang, der mit der Todesursache in keiner Beziehung steht.

Es ergibt sich dies aus folgenden Versuchen:

a) Versuche mit Frost.

Eben austreibende Zweige von Fichte, Tanne und Douglastanne wurden, nachdem sie 6 Tage einer Kältemischung von —6—8° ausgesetzt waren, in Wasser eintauchend teils der Sonne ausgesetzt, teils in einen Dunkelraum gebracht. Von Fichte und Tanne wurden außerdem je ein Zweig trocken (d. h. nicht in Wasser eintauchend dem Licht, bezw. der Dunkelheit ausgesetzt). (18. V.)

Am 20. V., also nach 2 Tagen, hatten die der Sonne ausgesetzten Triebe von Tanne, Fichte und Douglastanne eine fuchsrote Färbung angenommen, die sich im Laufe der nächsten Tagen noch steigerte und annähernd gleich stark war, bei den in Wasser eintauchenden wie bei den trockenstehenden Trieben.

Hingegen hatten die im Dunkeln befindlichen Zweige ihre fahl gelbgrüne Farbe beibehalten und änderten dieselbe auch nicht, solange sie im Dunkelraum blieben. Wenn dann nachträglich (d. h. nach 5 Tagen) die bis dahin dunkelgehaltenen Zweige dem Sonnenlicht ausgesetzt wurden, trat die fuchsrote Färbung ein, soweit die Nadeln noch Wasser enthielten (d. h. bei den in Wasser eintauchenden). Wo hingegen schon vollkommene Eintrockung der Nadeln und Triebe stattgefunden hatte, da blieben die ersteren auch bei voller Sonnenbestrahlung dauernd fahlgrün und fielen schließlich ab.

Dieser Versuch zeigt, daß die durch die Frostwirkung getöteten Nadeln (Tod durch Plasmolyse nachgewiesen) sich nur röten, wo sie — unter Anwesenheit von Wasser — dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt sind.

b) Versuch mit Föhnapparat.

Am 22, V. 1914 wurden abgeschnittene Fichtentriebe in eine weite Glasröhre (Lampenzylinder) gebracht und durch diese Röhre der heiße Luftstrom eines Föhnapparates geleitet (60—70°), etwa 1—2 Minuten lang. Infolge dieser Behandlung war in den meisten Nadeln augenblicklich der Tod eingetreten (Plasmolysereaktion).

Die Zweige wurden dann teils in Wasser tauchend, teils trocken dem Licht, bezw. vollkommener Dunkelheit ausgesetzt. Erfolg wie bei a., d. h.:

Die dem Licht ausgesetzten Nadeln wurden fuchsrot und zwar um so intensiver, je wasserreicher die Triebe waren und je länger die Lichtwirkung andauerte. Die im Dunkelraum befindlichen Triebe blieben immer grün. Aber auch diese färbten sich rot, wenn sie nachträglich dem Licht ausgesetzt wurden, aber nur insoweit sie wasserhaltig waren. Die im Dunkelraum vollkommen ausgetrockneten Triebe behielten nun auch im vollen Sonnenlicht ihre grüne Färbung bei.

c) Diese Versuche wurden, mehr oder weniger modifiziert, vielfach wiederholt und stets mit demselben Erfolg.

So wurde als Todesursache Brühen in kochendem Wasser (1—2 Minuten) oder in überhitztem Wasserdampf (1—2 Minuten), ferner verschiedene giftige Gase, namentlich SO_2, angewendet.

Auch wurde der Versuch mit dem Föhnapparat in der Weise angestellt, daß der Föhnluftstrom auf einzelne Zweige lebender bewurzelten Pflanzen (nicht abgeschnittene Triebe) gerichtet war (Fichte, Tanne, Eibe, Douglastanne, Tsuga, Zeder).

Dann wurden einzelne der so getöteten Zweige in eine Düte aus schwarzem Papier gebunden, die anderen unverändert gelassen und die Pflanzen in die Sonne gesetzt.

In allen Fällen trat intensive Rötung an den dem Licht exponierten Zweigen ein, während die verdunkelten dauernd fahlgrün blieben[1]).

Wenn dann die schwarzen Düten weggenommen wurden, so

1) An diesen wurde nur Rötung der Schließzellen (mikroskopisch) nachgewiesen.

trat auch an den bisher verdunkelten Trieben Rotfärbung ein, sofern die Triebe mit der Pflanze in Verbindung blieben d. h. von dort her noch andauernd — wenn auch schwach — mit Wasser versorgt wurden. Wurden dagegen verdunkelte Zweige nachträglich abgeschnitten, so daß die ohnehin schon wasserarm gewordenen Nadeln von der weiteren Wasserzufuhr abgeschnitten wurden und demgemäß schnell vertrockneten, so blieb auch die Rotfärbung aus.

Daß zur Rötung abgestorbener Koniferennadeln schließlich auch Sauerstoff nötig ist, ging aus folgendem Versuch hervor:

Durch Föhn (60—70°, 1 Minute) getötete Fichtenzweige wurden in ein Glasgefäß gebracht, welches zur Hälfte mit Wasser gefüllt war, so daß nur ein Teil der Zweige in Wasser eintauchte, während der obere Teil herausragte, aber von einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre ungeben war. Das Gefäß wurde dann ins Sonnenlicht gestellt.

Nach einigen Tagen hatte sich der aus dem Wasser herausragende Teil der Fichtentriebe fuchsrot gefärbt, während die Farbe der untergetauchten Nadeln (fahlgrün) nur wenig verändert war.

Offenbar hatte das umgebende Wasser, in welchem — infolge der Entwicklung einer Mikroorganismenwelt — bald Sauerstoffmangel eintrat, die Nadeln vor der Einwirkung des Sauerstoffs geschützt und daher die Rötung verhindert, obwohl die beiden anderen dafür erforderlichen Faktoren, Feuchtigkeit und Licht, vorhanden waren.

All diese im Laboratorium gemachten Erfahrungen stehen in Einklang mit den verschiedenen Beobachtungen, die in der Natur gemacht werden können.

Am auffallendsten ist die fuchsrote Färbung der Fichtennadeln (und anderer Koniferen) wenn die Todesursache ein plötzlich wirkender Faktor ist — Frost, Überhitzung durch Feuerbrand, mechanische Verletzung —. In diesem Falle sind die Nadeln noch verhältnismäßig wasserreich und die Rötung kann am Licht eintreten. Offenbar ist die Wasserversorgung selbst abgetöteter Zweige vom gesunden Teil einer bewurzelten Pflanze her nicht unbeträchtlich, so daß also das zur Entstehung der Rötung nötige Wasser zur Verfügung steht. Dies ging aus dem S. 15 beschriebenen Nebenversuch hervor.

Anders verhalten sich Fichtentriebe, welche eines langsamen Todes sterben, z. B. infolge von Wassernot (Dürre). Dieselben verlieren während des „Auslebens“ so viel Wasser, daß, wenn der

Tod schließlich eingetreten ist, das zur Rötung nötige Wasser nicht mehr ausreicht.

Daß Herbarpflanzen (Fichte, Tanne usw.) niemals jene leuchtend rote Färbung zeigen, mag teils auf den Wassermangel, teils auf das Fehlen der Lichtwirkung zurückzuführen sein.

Umgekehrt erklärt sich die Erfahrung, daß gerade im Winter an abgeschnittenen Fichtenzweigen die Lichtseite oft leuchtend-rot gefärbt ist, auf einfache Weise dadurch, daß infolge der niedrigen Temperatur die Wasserabgabe sehr langsam erfolgt[1]). Wenn im Sommer bei hoher Temperatur Fichtenzweige abgeschnitten und der Vertrockung (im Licht) preisgegeben werden, so erfolgt sehr bald Nadelfall (starker Wasserverlust), aber die Rötung bleibt in der Regel aus oder ist jedenfalls lange nicht so intensiv wie im Winter.

Daß ferner bei akuter Rauchvergiftung die Rotfärbung der Tannen-, Fichten- und Kiefernnadeln besonders intensiv ist, leuchtet nach dem oben Ausgeführten ohne weiteres ein.

Durch das giftige Gas erfolgt eine plötzliche Tötung der Nadeln, die bei wenig herabgesetztem Wassergehalt nun dem vollen Tageslicht ausgesetzt sind und sich in der bekannten Weise verfärben.

Welche Zeit nötig ist, um die grelle, leuchtend-rote Färbung, die wir in der Natur häufig beobachten, herbeizuführen, hängt ganz von der Intensität der Beleuchtung ab. Unter günstigen Umständen genügen 1—2 Tage.

Wenn oben der Nachweis geliefert wurde, daß die Rotfärbung der Koniferennadeln am Licht ein postmortaler Vorgang ist, so ist damit auch schon zum Ausdruck gebracht, daß dieser Vorgang und die herbstliche Rotfärbung der Laubblätter zwei grundverschiedene Prozesse sind. Denn nach Tswett (1908) kann als sicher angenommen werden, daß die herbstliche Verfärbung des Laubes keine postmortale Zersetzung der Zellinhaltstoffe, sondern ein physiologischer Prozeß ist.

Welche Stoffe es sind, die die leuchtend-rote Farbe der durch Frost, Hitze, Gifte getöteten und dann im Licht sich verfärbenden Koniferennadeln bedingen, das wird erst eine weitere sorgfältige Untersuchung lehren müssen.

---

1) Sehr häufig — aber durchaus nicht immer — geht mit der makroskopisch sichtbaren Rotfärbung der Nadeln Hand in Hand eine Rötung der Schließzellen.

Daß ein Zersetzungsprodukt des Chlorophylls einen wesentlichen Anteil an der Nadelrötung hat, ist sehr wahrscheinlich; denn bei Nadeln von dorsiventralem Bau — mit deutlicher Differenzierung von Assimilations- und Durchlüftungsgewebe (Tanne, Douglasie), ist es namentlich das erstere, welches den roten Farbstoff in großer Menge enthält.

Wir schließen das zweite Kapitel dieser Abhandlung mit folgenden zusammenfassenden Sätzen:

a) Die Frosttrocknis (Frostschütte) vieler wintergrüner Nadelhölzer (Tanne, Fichte u. a.) — insbesondere jene Form, bei welcher die einzelnen (überwinterten) Nadeljahrgänge verschieden betroffen werden — ist ein spezieller Fall von Spätfrost und hat seine Ursache in dem ungleichen Erwachen der einzelnen Nadeljahrgänge zur Assimilationstätigkeit im ersten Frühjahr (jüngere Nadeln früher als ältere).

b) Die bei der Frosttrocknis so häufig beobachtete fuchsrote Färbung der Nadeln ist ein postmortaler Vorgang, der mit der Art der Todesursache nichts zu tun hat.

   Sie tritt ein, wenn die getöteten Nadeln bei verhältnismäßig hohem Wassergehalt und Sauerstoffzutritt dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt sind. Sie unterbleibt, wenn einer dieser Faktoren fehlt, z. B. bei Lichtabschluß oder wenn die Nadeln erst nach vollkommener Austrocknung dem Licht ausgesetzt werden, usw.

Literatur-Verzeichnis.

Behrens, J., Über die anatomischen Beziehungen zwischen Blatt und Rinde der Koniferen. Dissertation. Kiel 1886.

Bretfeld, Über Vernarbung und Blattfall. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, 1879—81, S. 133.

Dingler, Versuche und Gedanken zum herbstlichen Laubfall. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1905, S. 463.

Ebermayer, Die physikalischen Einwirkungen des Waldes auf Licht und Boden, Bd. I, 1893.

— —, Die gesamte Lehre von der Waldstreu. Berlin 1876.

Fischer, H., Pflanzenernährung mittels Kohlensäure. Gartenflora, Bd. 61, 1912, S. 298.

Fouilloy, Sur la chute des feuilles de certaines monocotyles. Rev. gén. Bot., 1899, S. 306.

Furlani, Über den Einfluß der Kohlensäure auf den Laubfall. Österr. Bot. Zeitschr., 1906, S. 400.

Hartig, Theodor, Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen, 1878, S. 221.

Hausrath, Versuche zur Entstehung der Vertrocknungsschütte. Forstw. Zentralbl., Bd. 35, 1913, S. 352,

Höhnel v., Über den Ablösungsvorgang der Zweige einiger Holzgewächse und seine anatomischen Ursachen. Mitteil. a. d. forstl. Versuchswesen Österreichs, 1878, S. 258.

Holzner, Die Beobachtungen über die Schütte der Kiefer usw. Freising 1877.

Klebs, Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsber. d. Heidelb. Akad. Wiss., 1911.

Kraus, G., Über die Lebensdauer der immergrünen Blätter. Sitzungsber. Naturf.-Ges. Halle 1880.

Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1903, S. 163.

Lakon, Die Frage der jährlichen Periodizität der Pflanzen usw. Naturw. J. f. Forst- u. Landw., 1915.

Lee, The morphology of leaffall. Annals of Botany, Bd. XXV, 1911, S. 51.

Löwi, Über eine merkwürdige anatomische Veränderung in der Trennungsschicht bei der Ablösung der Blätter. Österr. Bot. Zeitschr., Bd. X, 1906, S. 381.

Maximow, Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1914, S. 328.

Mayr, Sekretionsorgane der Fichte und Lärche. Bot. Zentralbl., Bd. XX, 1884, S. 150.

— —, Ist der Schüttepilz ein Parasit? Forstw. Zentralbl., 1903, S. 548.

— —, Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage, Berlin 1909, S. 85.

Mohl, H. v., Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche den Abfall der Blätter herbeiführen. Bot. Zeitung, 1860, S. 1 ff.

Molisch, Untersuchungen über Laubfall. Sitzungsber. d. Akad. Wien, 1886.

Neger, Zur Mechanik des Nadelfalles der Fichte. Naturw. J. f. Forst- u. Landw., 1911.

— —, Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXI, 1912.

Neger und Lakon, Studien über den Einfluß von Abgasen auf die Lebensfunktionen der Bäume. Mitteil. d. forstl. Versuchsanstalt zu Tharandt, Bd. I, 1914.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, II. Aufl., II. Bd., 1904, S. 278.

Pringsheim, Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., 1879.

Ramann, Wandern die Nährstoffe beim Absterben der Blätter? Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw., 1898, S. 157.

— —, Die Wanderungen der Mineralstoffe beim herbstlichen Absterben der Blätter. Landw. Versuchsstat., 1912, S. 157.

Sanio, Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korks. Jahrb. f. wiss. Bot., 1860, S. 39.

Schacht, Anatomie und Physiologie der Gewächse, 1856, I, S. 292.

Staby, Über den Verschluß der Blattnarben nach Abfall der Blätter. Flora, 1886, S. 155.

Stahl, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lentizellen. Bot. Zeitg., 1873, S. 598.

— —, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.

Swart, N., Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Jena 1914.

Tison, A., Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotyledones. Mém. Soc. Linnéenne Normandie, 1900.

Tschirch, Pflanzenanatomie, 1889, S. 236.

Tswett, Über die Verfärbung und Entleerung des absterbenden Laubes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1908, S. 88.

Volkens, Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1911.

Wehmer, C., Zur Frage nach der Entleerung absterbender Organe, insbesondere der Laubblätter. Landw. Jahrb., 1892, Bd. 10, S. 152.

Wiesner, J., Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. Sitzungsber. d. Akad. Wiss. Wien, 1871.

— —, Über den Hitzelaubfall. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, S. 64.

— —, Über den Treiblaubfall und über Ombrophilie immergrüner Holzgewächse. Ber, d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, S. 316.

— —, Über Laubfall infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, S. 501.

— —, Die biologische Bedeutung des Laubfalles. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1905. S. 172.

— —, Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1905, S. 49.

— —, Versuche über die Wärmeverhältnisse kleiner, insbesondere lineargeformter, von der Sonne bestrahlter Pflanzenorgane. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1908, S. 702.

Winkler, Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., 1913 (Bd. LII), S. 467.

Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band LV.

